Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии и ботаники

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

Курс лекций

Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2022

УДК 612.816:591.18(075.8)
ББК 28.707.391я73
Н38

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 4 от 05.05.2022.

Составитель: доцент кафедры зоологии и ботаники ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **И.И. Ефременко**

Р е ц е н з е н т ы :
заведующий кафедрой нормальной физиологии УО «ВГМУ»,
кандидат биологических наук, доцент *С.С. Лазуко;*
доцент кафедры экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова,
кандидат биологических наук, доцент *И.А. Литвенкова*

Н38 **Нейрофизиология и сенсорные системы :** курс лекций / сост. И.И. Ефременко. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2022. – 236 с.
ISBN 978-985-517-901-7.

В курсе лекций изложены современные представления о функции клеток и нервной регуляции, области эволюции и строения нервной системы; закономерности и принципы функционирования нервной системы, нейрофизиологические основы поведения человека. Содержит фундаментальные сведения о строении и функциях всех сенсорных систем человека, о закономерностях трансформации сигналов из внешней среды в активность рецепторов, о механизмах кодирования и центральной переработки информации, поступающей от рецепторов.

Предназначен для студентов дневной и заочной форм обучения педагогического факультета, обучающихся по специальности 1-03 03 08 Олигофренопедагогика, и всех, кто интересуется нейрофизиологией и сенсорными системами.

УДК 612.816:591.18(075.8)
ББК 28.707.391я73

ISBN 978-985-517-901-7

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Нейрофизиология изучает деятельность нервной системы: передачу нервных импульсов, регуляцию движений, рефлексы и даже восприятие, эмоции и мышление. Нейрофизиология состоит из трех разделов возрастающей сложности. Первый уровень – изучение возбуждения и распространения импульсов; это изучение удобно проводить на изолированных периферических нервах. Изолированные нервы лягушки сохраняются во влажной среде в течение многих часов и дней; они долгое время служили излюбленным объектом для изучения возбуждения. Нервные стволы состоят из множества отдельных нервных волокон. В течение нескольких последних десятилетий проблемы мембранного потенциала и возбуждения в связи с ионным составом цитоплазмы и переносом ионов изучались на изолированных гигантских аксонах кальмара. Эти аксоны имеют диаметр порядка 0,5 *мм,* что позволяет производить прямые измерения мембранного потенциала электродами, введенными в цитоплазму. С помощью такой методики удалось подробно изучить биохимический и физико-химический аспекты. Изучение возбудимости разных частей нейрона и проведения по ним нервных импульсов выявило различия в природе возбуждения и проведения в аксоне, соме и дендритах. Одна из особенностей, с которой столкнулись при изучении периферической части чувствительных волокон, – способность этих волокон преобразовывать эффект действующих на них различных факторов внешней среды в нервные импульсы. Импульсы, возникшие при раздражении окончаний чувствительных нервов, образуют *код,* «смысл» которого оценивает центральная нервная система.

Второй уровень изучения нервной системы – это анализ явлений, происходящих в области синапса между двумя клетками. В большинстве синаптических соединений на *пресинаптических* окончаниях аксона происходит выделение особых веществ – *медиаторов.* Медиатор возбуждает *постсинаптическую* клетку. Наиболее доступным для изучения синапсом является нервно-мышечное соединение – место соединения двигательного нервного волокна с мышечным. Установлена химическая природа медиатора, выделяющегося в этом синапсе у позвоночных, – им оказался ацетилхолин. Последний выделяется нервными окончаниями и вызывает особую местную реакцию мышечной мембраны, что в свою очередь приводит к возникновению потенциала действия, который и заставляет мышцу сокращаться.

Третий уровень изучения нейрофизиологии касается общей конфигурации связей между нейронами и группами нейронов, выполняющих какую-то единую функцию. Число синапсов внутри центральной нервной системы достигает огромных величин. В головном мозгу человека насчитывается свыше 10 миллиардов нейронов. На многих из этих нейронов имеются тысячи синапсов. В свою очередь аксон каждой клетки имеет сотни

ответвлений, образующих синапсы на других нейронах. Число возможных перестановок из нейронных связей даже в малом участке центральной нервной системы достигает поистине астрономических величин.

Методы исследования в нейрофизиологии

Функции центральной нервной системы изучают с использованием классических для общей физиологии и специальных методов.

Метод раздражения. Заключается в том, что на определенные структуры ЦНС наносят раздражение электрическим током или химическими веществами. Электрическая стимуляция мозга осуществляется через введенные в мозг электроды в «острых» опытах на животных или во время хирургических операций на мозге у человека. У человека электрическая стимуляция мозга применяется для изучения связи между психическими процессами и функциями и отделами мозга. Так, например, можно изучать физиологические основы речи, памяти, эмоций.

Метод раздражения различных участков ЦНС электрическим током обычно выполняется с использованием стереотаксической техники. Она предусматривает введение электродов в мозг человека или животного в строго определенные его участки и на определенную глубину через отверстия, просверленные в черепе.

В лабораторных и клинических условиях используется метод микрополяризации, т.е. пропускание слабого постоянного тока через отдельные участки коры головного мозга. При этом электроды прикладываются к поверхности черепа в области стимуляции. Локальная микрополяризация не разрушает ткань мозга, а лишь оказывает влияние на сдвиги потенциала коры в стимулируемом участке, поэтому она может быть использована в психофизиологических исследованиях. Клиническим вариантом этого метода является электронаркоз, широко применяемый в акушерстве для лечения слабости родовой деятельности.

При изучении механизма действия различных химических веществ на нейроны мозга, в том числе наркотиков в опытах на животных, используется введение этих веществ через специальную канюлю в соответствующие участки мозга.

Методы удаления (экстирпации) и ***разрушения*** (повреждения) определенных участков центральной нервной системы для установления их функций в обеспечении поведения – один из наиболее старых и распространенных методов изучения физиологических основ поведения. В ряде случаев эти методы применяют в клинических условиях с лечебной целью, т.е. по медицинским показаниям. С их помощью можно удалить очаг, вызывающий эпилептические припадки. Пионером в этом направлении был У. Пенфильд. В России этот метод нашел применение в клинике академика Н.П. Бехтеревой при лечении ряда форм патологии ЦНС, в том числе при болезни Паркинсона. Конечно, использование этого метода для лечения

человека имеет целый ряд ограничений. В последние годы с лечебными целями в клинике проводится разделение полушарий путем рассечения межполушарной связки, т.е. мозолистого тела (коллозиотомия).

Методы регистрации электрической активности структур мозга широко используются при исследовании функций ЦНС и ее высших отделов – коры больших полушарий. В этом аспекте используют разнообразные методы, в том числе методы внутриклеточного и внеклеточного отведения электрической активности отдельных нейронов, а также методы внеклеточного отведения суммарной электрической активности мозга (например, метод энцефалографии, или ЭЭГ).

Методы исследования рефлекторной деятельности спинного и головного мозга представляют собой наиболее важные методы физиологических наблюдений и клинических исследований. В зависимости от целей исследований изучают проявление различных безусловных рефлексов (например, при изучении общих свойств ЦНС) или осуществляют выработку условных рефлексов при исследовании работы коры больших полушарий. Так, изучая на лягушках защитный сгибательный рефлекс, возникающий при погружении лапки животного в раствор кислоты, И.М. Сеченов открыл наличие процессов торможения в ЦНС, а А.А. Ухтомский, исследуя рефлекторную деятельность двигательной коры у кошек, открыл явление доминанты – одного из важнейших свойств ЦНС.

Морфологические (включая гистологические, гисто- и цитохимические, электронно-микроскопические), биохимические, биофизические, радиоизотопные, радиоиммунологические и другие методы исследования широко используются при изучении физиологии ЦНС, а также ее отдельных систем – вегетативных, сенсорных, двигательных и интеллектуальных.

Методы оценки состояния вегетативной нервной системы. Существует много методик, используемых в физиологических исследованиях и в клинической практике с целью оценки состояния вегетативной нервной системы (ВНС). Большая часть из них основана на исследовании проявления различных вегетативных рефлексов. Например, при оценке кожных рефлексов исследуют пиломоторный рефлекс, или рефлекс «гусиной кожи» (вызывается болевым или холодовым раздражением кожи в области трапециевидной мышцы), и потовые рефлексы (аспириновая проба, пилокарпиновая проба, проба Минора, исследование кожно-гальванического рефлекса). При оценке сосудистых рефлексов часто исследуется местный дермографизм (за счет штрихового раздражения кожи предплечья или других частей тела) и болевой дермографизм. При оценке зрачковых рефлексов исследуют прямую и содружественную реакцию зрачков на свет, реакции зрачков при конвергенции (или схождение глазных яблок), при аккомодации, т.е. при рассматривании предмета вблизи, реакцию на боль. При оценке висцеральных рефлексов исследуют глазо-сердечный рефлекс Данини–Ашнера (изменение сердечного ритма при надавливании на глазные

яблоки), клиностатический и ортостатический рефлекс Превеля (изменение сердечного ритма, вызываемое переходом человека соответственно из вертикального положения в горизонтальное, или из горизонтального в вертикальное), рефлекс Геринга (изменение сердечного ритма при произвольной задержке дыхания).

Методы оценки состояния двигательных систем мозга. В физиологических наблюдениях и в клинической практике для оценки состояния двигательных систем мозга исследуют двигательные функции. Для этих целей у человека оцениваются объем и сила произвольных движений, мышечный тонус, проявление нормальных безусловных двигательных рефлексов (корнеальный, конъюнктивальный, глоточный, небный, брюшные рефлексы, сухожильные рефлексы, в том числе бицепс-рефлекс, трицепс-рефлекс, коленный рефлекс, ахиллов рефлекс), а также наличие патологических безусловных рефлексов (рефлексы Бабинского, Оппенгейма, Гордона, Шеффера, Россолимо, Бехтерева, Жуковского и др.), наличие синкинезий (содружественные движения, возникающие в парализованных конечностях) и клонусов (длительные сокращения мышц), проявление защитных рефлексов. Кроме того, оценивают функциональное состояние двигательных ядер черепно-мозговых нервов – глазо-двигательного, блокового, тройничного, отводящего, лицевого, языко-глоточного, блуждающего, добавочного и подъязычного, а также вестибулярных ядер, красного ядра, ретикулярной формации ствола мозга, мозжечка, базальных ганглиев и двигательной коры больших полушарий. В частности, для оценки состояния мозжечка и связанных с ним стволовых образований исследуют способность к поддержанию равновесия и выполнения сложнокоординированных движений, для чего применяют различные пробы, в том числе пробу Ромберга, пальценосовую пробу, пяточно-коленную пробу, диадохокинез, а для оценки состояния двигательной коры больших полушарий проверяют наличие явлений апраксии (моторной, конструктивной, идеомоторной). Для оценки состояния двигательных систем мозга также применяют различные электрофизиологические и миографические методы, включая электромиографию и ЭЭГ.

Методы оценки состояния сенсорных систем мозга. В физиологических наблюдениях и в клинической практике для оценки состояния сенсорных систем мозга применяются различные объективные и субъективные методы исследования. Так, при исследовании зрительной сенсорной системы используются методы оценки рефракции и ее нарушений, субъективные методы определения остроты зрения (по таблицам Д.А. Сивцева, состоящим из буквенных оптотипов или колец Ландольта), объективные методы (скиаскопический метод, метод регистрации оптокинетического нистагма), оценка наличия астигматизма, определение аккомодационной способности хрусталика. Широко используются методы оценки полей зрения и наличия скотом, исследование цветового зрения, оценка глазного

дна, оценка бинокулярного зрения и скрытого косоглазия, оценка внутриглазного давления (например, с помощью тонометра Маклакова).

Для оценки состояния слухового анализатора используются методы речевой, тональной (с помощью аудиометров) и камертональной (проба Ринне и проба Вебера с использованием камертонов) аудиометрии. Проводится оценка бинаурального слуха. Состояние вестибулярного анализатора оценивается с помощью таких функциональных проб, как вращательная проба (например, в кресле Барани), проба Ромберга, проба на походку, проба на нистагм. При исследовании состояния тактильной сенсорной системы оценивается простая тактильная чувствительность, в том числе чувство прикосновения, давления и вибрации, а также сложная тактильная чувствительность, в том числе чувство локализации, дискриминационная чувствительность, двумерно-пространственное чувство и трехмерно-пространственное чувство (стереогнозис). Для оценки состояния болевой и температурной сенсорных систем изучают соответственно болевую и температурную чувствительность различных участков кожи путем нанесения болевых и температурных раздражений. Для оценки состояния проприоцептивной сенсорной системы исследуют мышечно-суставную чувствительность, или глубокую чувствительность, субъективными и объективными (например, с использованием кинематометра Жуковского) методами. Для оценки состояния вкусового анализатора определяют вкусовую чувствительность, в том числе по абсолютным порогам чувствительности к сладким, горьким, соленым и кислым веществам (на различных участках языка). Для оценки состояния обонятельной сенсорной системы определяют обонятельную чувствительность, в том числе остроту обоняния (с помощью ольфактометра) по минимальному количеству пахучего вещества, вызывающего ощущение запаха. Более детально большинство из вышеуказанных методов рассматриваются при описании соответствующих сенсорных систем.

Методы исследования ВНД. Для оценки состояния ВНД используют метод условных рефлексов, а также разнообразные инструментальные и неинструментальные методики, в том числе электроэнцефалографию (ЭЭГ) в различных ее вариантах, магнитоэнцефалографию, компьютерную томографию, ядерно-магнитно-резонансную томографию мозга, позитронно-эмиссионную трансаксиальную томографию и функционально-магнитно-резонансную томографию, методы регистрации электрической активности кожи, или кожно-гальванической реакции (КГР), методы регистрации работы отдельных систем и органов, методы тестов, корректурных проб и специализированных опросников, метод моделирования. Кроме того, применяется ряд методических приемов, позволяющих охарактеризовать отдельные свойства нервной системы, в том числе такие, как функциональная подвижность, или лабильность.

Метод условных рефлексов предложен И.П. Павловым. Он позволяет исследовать разнообразные аспекты ВНД, в том числе способность к выработке условных рефлексов, включая положительные и отрицательные, т.е. выработку внутреннего торможения. Благодаря методу условных рефлексов были установлены основные закономерности работы первой и второй сигнальных систем, изучены механизмы формирования условных рефлексов, внутреннего торможения, исследованы процессы анализа и синтеза, а также явлений иррадиации и концентрации процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Именно с помощью метода условных рефлексов И.П. Павлову удалось дать характеристику основных свойств нервной системы и тем самым объективизировать выделение основных типов ВНД. В современной нейрофизиологии метод условных рефлексов применяется в комплексе с другими методами при исследовании механизмов обучения, становления и развития адаптивного поведения, способствуя тем самым более полному представлению о протекающих в мозге физиологических процессах. В клинической практике метод условных рефлексов используется в диагностических и лечебных целях.

Электроэнцефалография – это метод регистрации и анализа биоэлектрической активности мозга.

Регулярная электрическая активность мозга может быть зафиксирована уже у плода и прекращается только со смертью. Даже при глубокой коме и наркозе наблюдается особая характерная картина мозговых волн.

Условия регистрации и способы анализа ЭЭГ следующие. В стационарный комплекс для регистрации ЭЭГ и ряда других физиологических показателей входят звукоизолирующая экранированная камера, оборудованное место для испытуемого, многоканальные усилители, регистрирующая аппаратура (чернилопишущий энцефалограф, многоканальный магнитофон). Обычно используется от восьми до 16 каналов регистрации ЭЭГ от различных участков поверхности черепа одновременно. Анализ ЭЭГ осуществляется как визуально, так и с помощью ЭВМ. В последнем случае необходимо специальное программное обеспечение.

Компьютерная томография мозга (КТМ) проводится с использованием томографа или специализированного нейротомографа. Она позволяет прижизненно получить точные и детальные изображения изменений плотности мозгового вещества человека на основе применения рентгеновского излучения и компьютерной обработки результатов анализа. Компьютерная томография мозга позволяет определить местоположение опухоли, получить представления о распределении регионального мозгового кровотока и интенсивности обмена веществ в различных структурах головного мозга. О высокой разрешающей способности метода говорит тот факт, что определение максимально активизированных участков мозга может осуществляться с точностью до 1 мм.

Ядерно-магнитно-резонансная (ЯМР), позитронно-эмиссион-ная трансаксиальная и функционально-магнитно-резонансная томография мозга являются более совершенными вариантами компьютерной томографии мозга, в которых используется эффект ядерного магнитного резонанса (ЯМР-томография), позитронной эмиссионной томографии (ПЭТ) и функционального магнитного резонанса (ФМР). Эти методы относятся к наиболее перспективным способам неинвазивного комплексного изучения структуры, метаболизма и кровотока мозга.

При ЯМР-томографии получение изображения основано на определении в мозговом веществе распределения плотности ядер водорода (протонов) и на регистрации некоторых их характеристик при помощи мощных электромагнитов, расположенных вокруг тела человека.

Преимущество ЯМР-томографии заключается в отсутствии ионизирующего излучения. С его помощью можно получить четкие изображения «срезов» мозга в различных плоскостях.

Позитронно-эмиссионная трансаксиальная томография (ПЭТ-сканирование) сочетает возможности компьютерной томографии мозга и радиоизотопной диагностики, для которой используются ультракороткоживущие позитронизлучающие изотопы, или «метки» (это естественные метаболиты мозга), которые вводятся через дыхательные пути или внутривенно. С помощью ПЭТ измеряют региональный мозговой кровоток и метаболизм глюкозы или кислорода в отдельных участках головного мозга. ПЭТ позволяет осуществлять прижизненное картирование на «срезах» мозга регионального обмена веществ и кровотока.

Метод функционального магнитного резонанса (ФМР) – это вариант совмещения метода ЯМР с измерением мозгового метаболизма при помощи позитронно-эмиссионной томографии. Его применение расширяет возможности прижизненного исследования структурных и функциональных особенностей мозга.

Методы регистрации работы отдельных систем и органов. При изучении функционального состояния мозга иногда применяются методы регистрации деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем, мышечной системы. Среди них электрокардиография (регистрация электрической активности сердца), пульсометрия, тонометрия (измерение артериального давления), реография (регистрация изменения сопротивления электрическому току как отражение изменения кровотока в соответствующем органе), плетизмография (регистрация изменения объема органа в связи с изменением его кровенаполнения), пневмография (регистрация дыхательных движений и изменения объема грудной клетки), динамометрия (измерение мышечной силы), электромиография (регистрация электрической активности скелетных мышц), эргография (регистрация работы мышц) и многие другие.

Оценка эмоционального состояния с помощью «детектора лжи». Многие из указанных выше показателей широко применяются в специальном приборе, предназначенном для выявления эмоционального состояния человека. Он называется «детектором лжи» и представляет собой полиграф, одновременно регистрирующий комплекс физиологических показателей (КГР, ЭЭГ, плетизмограмму и др.) с целью выявить динамику эмоционального напряжения. С человеком, проходящим обследование на полиграфе, проводят собеседование, в ходе которого наряду с нейтральными задают вопросы, составляющие предмет специальной заинтересованности. По характеру физиологических реакций, сопровождающих ответы на разные вопросы, можно судить об эмоциональной реактивности человека и в какой-то мере о степени его искренности в данной ситуации. Поскольку в большинстве случаев специально не обученный человек не контролирует свои вегетативные реакции, «детектор лжи» дает по некоторым оценкам до 71% случаев обнаружения обмана.

Неинструментальные методы исследования (тестирование с помощью опросников). В физиологии, психологии и психофизиологии в последние годы широкое распространение получили опросники, корректурные тесты и другие варианты неинструментальных методов исследования. К ним относятся личностный опросник Г. Айзенка, используемый с целью определения экстраверсированности и эмоциональной стабильности (нейротизма), что позволяет оценить тип ВНД человека. Для оценки характера человека применяется Миннесотский личностный опросник (MMPI), предложенный в 1967 году Мак Кинли, а также 16-факторный личностный опросник Кеттела. Для оценки эмоционального состояния, уровня тревожности и стресса применяются тест Тейлора, или шкала манифестации тревоги Тейлора, опросник личностной тревожности Ч.Д. Спилбергера–Ю.Л. Ханина. Для оценки самочувствия, активности и настроения – психологический тест «САН» В.А. Доскина и соавторов, а также цветовой тест Люшера.

Для оценки подвижности нервных процессов (возбуждения и торможения), умственной продуктивности, концентрации и распределения внимания применяются разнообразные корректурные тесты, например, тест В.Я. Анфимова, тест Тулуз–Пьерона. Для исследования мышления и интеллектуальных способностей – тест Равена, тест Векслера, тест на определение показателя интеллекта IQ. Для оценки различных характеристик внимания применяются тест Платонова–Шульте (объем и переключение внимания), тест перепутанных линий (устойчивость и концентрация внимания), для оценки памяти – тест Джекобса (объем кратковременной слуховой памяти), тест Бюллера (объем смысловой памяти).

Тема 1
ФИЛОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Этапы развития нервной системы

В развитии нервной системы многоклеточных принято выделять три этапа (или три типа) нервной системы – диффузную (кишечно-полостные), узловую (членистоногие) и трубчатую (позвоночные).

В процессе эволюции структуры и функции нервной системы происходили совершенствование, с одной стороны, ее отдельных элементов, в том числе нервных клеток, а с другой – ее общих физиологических свойств. Все это вместе обеспечивало расширение адаптационных возможностей организма. Рассмотрим особенности каждого из трех выделенных этапов эволюции нервной системы.

Диффузная, или сетевидная, нервная система. Первым этапом развития нервной системы было формирование нервной системы диффузного типа, нервные клетки которой мало напоминают нейроны позвоночных. В них отсутствует субстанция Ниссля, ядро не дифференцировано, количество отростков невелико, их длина незначительна. Передача возбуждения от нейрона к нейрону осуществляется не только с помощью синапсов, но и через протоплазматические мостики. Нейроны слабо дифференцированы по функции. Скорость распространения возбуждения по нервным волокнам предельно низкая и составляет сотые и десятые доли метра в секунду.

Таким образом, основными особенностями нервной системы диффузного типа являются неопределенность связей, отсутствие четко выраженных входов и выходов, надежность функционирования. Для этого этапа эволюции нервной системы характерен и низкий коэффициент использования энергии.

Узловая нервная система как второй этап в эволюции этой системы. Нейроны узлового типа нервной системы коренным образом отличаются от элементов диффузного типа. На этом этапе филогенеза произошли количественные и качественные изменения нейронов – возросло их общее число и увеличилось число их разновидностей, возникло большое количество вариаций нейронов, отличающихся по размеру, форме и числу отростков. Формирование нервных узлов привело к обособлению и структурной дифференцировке трех основных видов нейронов – афферентных (чувствительных), ассоциативных (вставочных) и эфферентных (двигательных).

В пределах нервной системы узлового типа (у насекомых, крабов, дождевого червя) имеются также нервные волокна, покрытые многослойной оболочкой, которая напоминает миелиновую оболочку у нервных волокон позвоночных. Скорость проведения в таких волокнах намного выше, чем в аксонах такого же диаметра беспозвоночных, но меньше, чем у миелинизированных аксонов большинства позвоночных. Перехваты Ранвье

здесь короче, чем у позвоночных. Именно этим обусловлена меньшая скорость распространения возбуждения по сравнению с аналогичным волокном у позвоночных. Как известно, механизм сальтаторного (скачкообразного) проведения возбуждения – довольно позднее эволюционное приобретение. Такой способ проведения возбуждения характерен лишь для позвоночных животных, имеющих нервную систему трубчатого типа.

Трубчатая нервная система. Нервная система трубчатого типа – высший этап структурной и функциональной эволюции нервной системы. Все позвоночные, начиная от самых примитивных форм (ланцетник) и заканчивая человеком, имеют центральную нервную систему в виде нервной трубки, оканчивающейся в головном конце головным мозгом. На уровне млекопитающих развивается кортикализация – процесс формирования новой коры, экранных структур, обладающих свойствами, которые существенно отличают ЦНС млекопитающих от ЦНС других животных.

ЦНС позвоночных состоит из спинного и головного мозга. Трубчатый вид имеет только спинной мозг. Головной мозг, развиваясь как передний отдел нервной трубки и проходя стадии мозговых пузырей, к моменту созревания претерпевает значительные конфигурационные изменения при существенном нарастании объема.

Спинной мозг при своей морфологической непрерывности в значительной степени сохраняет принцип сегментарности и метамерности брюшной нервной цепочки узловой нервной системы. Так, простые сухожильные рефлексы сохраняются в случае целостности только 2–3 сегментов спинного мозга, замыкающих эту рефлекторную дугу. С другой стороны, чрезвычайно развитый аппарат внутри спинномозговых связей обеспечивает целостность и богатство спинно-мозговых рефлексов. Среди них имеются сложные цепные рефлексы (например, шагательный), вовлекающие в процесс возбуждения практически весь спинной мозг. В процессе эволюции позвоночных животных вместе с прогрессирующим усложнением структуры и функции спинного мозга нарастает его зависимость от головного. Это хорошо видно на примере явления спинального шока. Оно проявляется в торможении деятельности спинного мозга после отделения его от головного мозга. Такое торможение деятельности спинного мозга обусловлено в первую очередь прекращением нисходящих корригирующих влияний со стороны головного мозга. Чем сильнее эти влияния, тем более глубоки и длительны последствия их прекращения. Например, у лягушки явление спинального шока прекращается очень быстро – уже спустя несколько минут, у кошки время восстановления функций спинного мозга исчисляется часами, у приматов – неделями и месяцами. Травматический перерыв спинного мозга у человека приводит к развитию тяжелейших, практически необратимых проявлений спинального шока.

Процесс энцефализации, т.е. совершенствования структуры и функций головного мозга, у млекопитающих дополняется кортикализацией –

формированием коры больших полушарий и совершенствованием ее функций. Если на уровне стволовых отделов и базальных ганглиев переднего мозга нейроны сгруппированы в виде отдельных специализированных ганглиев или ядер, то кора дает примеры совершенно новых принципов структурной и функциональной организации. Построенная по экранному принципу кора больших полушарий содержит не только специфические проекционные, но и значительные по площади ассоциативные зоны. Последние служат для корреляции различных сенсорных влияний, их интеграции с прошлым опытом для того, чтобы по моторным путям передать сформированные паттерны (рисунки) возбуждения и торможения для реализации поведенческих актов.

В отличие от ганглионарных структур кора головного мозга обладает рядом свойств, характерных только для нее. Важнейшее из них – чрезвычайно высокая пластичность и надежность, как структурная, так и функциональная. Изучение этих свойств центральной нервной системы в эволюции позвоночных позволило А.Б. Когану в 60-х годах XX века обосновать вероятностно-статистический принцип организации высших функций мозга. Этот принцип в наиболее яркой форме выступает в коре головного мозга, являясь одним из приобретений прогрессивной эволюции.

Онтогенез нервной системы

Нервная система плода начинает развиваться на ранних этапах эмбриональной жизни. Из наружного зародышевого листка – эктодермы – по спинной поверхности туловища эмбриона образуется утолщение – нервная трубка. Головной конец этой трубки развивается в головной мозг, остальная часть – в спинной мозг.

У недельного эмбриона намечается незначительное утолщение в оральном (ротовом) отделе нервной трубки. На третьей неделе зародышевого развития в головном отделе нервной трубки образуются три первичных мозговых пузыря (передний, средний и задний), из которых развиваются главные отделы головного мозга – конечный, средний, ромбовидный.

В последующем передний и задний мозговые пузыри расчленяются каждый на два отдела, в результате чего у четырех-пяти-недельного эмбриона образуется пять мозговых пузырей: 1) конечный (телэнцефалон), 2) промежуточный (диэнцефалон), 3) средний (мезэнцефалон), 4) задний (метэнцефалон), 5) продолговатый (миелэнцефалон) (рис. 1). В последующем из конечного мозгового пузыря развиваются полушария головного мозга и подкорковые ядра; из промежуточного пузыря – межуточный мозг (зрительные бугры, подбугорье); из среднего пузыря формируется средний мозг – четверохолмие, ножки мозга, сильвиев водопровод; из заднего пузыря – мост мозга (варолиев мост) и мозжечок; из продолговатого пузыря – продолговатый мозг. Задняя часть миелэнцефалона плавно переходит в спинной мозг.

Из полостей мозговых пузырей и нервной трубки образуются желудочки головного мозга и канал спинного мозга. Полости заднего и продолговатого мозговых пузырей превращаются в IV желудочек, полость среднего мозгового пузыря превращается в узкий канал – водопровод мозга (сильвиев водопровод), который сообщает между собой III и IV желудочки. Полость промежуточного пузыря превращается в III желудочек, а полость конечного пузыря – в два боковых желудочка. Через посредство парного межжелудочкового отверстия III желудочек сообщается с каждым боковым желудочком; IV желудочек сообщается с каналом спинного мозга. В желудочках и спинно-мозговом канале циркулирует спинно-мозговая жидкость.

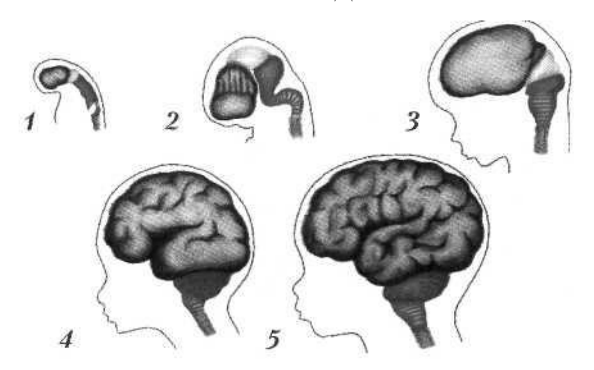


Рис. 1. Последовательные стадии развития головного мозга из трех пузырей.

Нейроны развивающейся нервной системы посредством своих отростков устанавливают связи между различными отделами головного и спинного мозга, а также входят в связь с другими органами. Чувствительные нейроны, входя в связь с другими органами, заканчиваются рецепторами – периферическими окончаниями, воспринимающими раздражение; двигательные нейроны заканчиваются синапсом – контактным образованием нервного волокна с мышцей.

К третьему месяцу внутриутробного развития выделяются основные части центральной нервной системы: большие полушария и ствол мозга, мозговые желудочки, а также спинной мозг. К пятому месяцу дифференцируются основные борозды коры больших полушарий, однако кора остается еще недостаточно развитой. На шестом месяце отчетливо выявляется функциональное превалирование высших отделов нервной системы плода над нижележащими отделами.

Головной мозг новорожденного имеет относительно большую величину, и масса его в среднем составляет 1/8 массы тела, т.е. около 400 г, причем у мальчиков она несколько больше, чем у девочек. У новорожденного хорошо выражены борозды, крупные извилины, однако их глубина и высота невелики. Мелких борозд относительно мало, они появляются постепенно в течение первых лет жизни. К девяти месяцам первоначальная масса мозга удваивается и к концу первого года составляет 1/11–1/12 массы тела. К трем годам масса головного мозга по сравнению с массой его при рождении утраивается, к пяти годам она составляет 1/13–1/14 массы тела. К двадцати годам первоначальная масса мозга увеличивается в четыре-пять раз и составляет у взрослого человека всего 1/40 массы тела. Рост мозга происходит в основном за счет миелинизации нервных проводников и увеличения размера имеющихся

уже при рождении примерно 20 млрд нервных клеток. Наряду с ростом головного мозга меняются пропорции черепа (рис. 1).

Мозговая ткань новорожденного малодифференцирована. Корковые клетки, подкорковые узлы, пирамидные пути недоразвиты, плохо дифференцируются на серое и белое вещество. Нервные клетки плода и новорожденного расположены концентрированно на поверхности больших полушарий и в белом веществе мозга. С увеличением поверхности головного мозга нервные клетки мигрируют в серое вещество; концентрация их от общего объема мозга уменьшается. В то же время плотность мозговых сосудов увеличивается.

У новорожденного затылочная доля коры больших полушарий имеет относительно большие размеры, чем у взрослого. Количество полушарных извилин, их форма, топографическое положение претерпевают определенные изменения по мере роста ребенка. Наибольшие изменения происходят в течение первых пяти-шести лет и заканчиваются лишь к пятнадцати-шестнадцати годам. Боковые желудочки мозга сравнительно широкие. Соединяющее оба полушария мозолистое тело тонкое и короткое. В течение первых пяти лет оно становится толще и длиннее. К двадцати годам мозолистое тело достигает окончательных размеров.

Мозжечок у новорожденного развит слабо, расположен высоко, имеет продолговатую форму, малую толщину и неглубокие борозды. Варолиев мост постепенно, по мере роста, перемещается к скату затылочной кости. Продолговатый мозг новорожденного расположен более горизонтально. Черепно-мозговые нервы расположены симметрично на основании мозга.

В послеродовом периоде претерпевает изменения и спинной мозг. По сравнению с головным спинной мозг новорожденного имеет более законченное морфологическое строение, в связи с чем он оказывается более совершенным в функциональном отношении.

Спинной мозг новорожденного относительно длиннее, чем у взрослого. В дальнейшем рост спинного мозга отстает от роста позвоночника, в связи с чем его нижний конец «перемещается» кверху. Рост спинного мозга продолжается приблизительно до двадцати лет. Его масса увеличивается за это время примерно в восемь раз.

Окончательное соотношение спинного мозга и позвоночного канала устанавливается к пяти-шести годам. Рост спинного мозга наиболее выражен в грудном отделе. Шейное и поясничное утолщения спинного мозга начинают формироваться в первые годы жизни ребенка. В этих утолщениях сконцентрированы клетки, иннервирующие верхние и нижние конечности. С возрастом отмечается увеличение количества клеток в сером веществе спинного мозга, наблюдается и изменение их микроструктуры. Спинной мозг имеет густую сеть венозных сплетений, что объясняется относительно быстрым ростом вен спинного мозга по сравнению с темпами его роста.

Периферическая нервная система новорожденного недостаточно миелинизирована, пучки нервных волокон редкие, распределены неравномерно. Процессы миелинизации происходят неравномерно в различных отделах. Миелинизация черепно-мозговых нервов наиболее активно осуществляется в течение первых трех-четырех месяцев и заканчивается к году. Миелинизация спинно-мозговых нервов продолжается до двух-трех лет. Вегетативная нервная система функционирует с момента рождения. В дальнейшем отмечаются слияние отдельных узлов и образование мощных сплетений симпатической нервной системы.

На ранних этапах эмбриогенеза между различными отделами нервной системы формируются четко дифференцированные, «жесткие» связи, создающие основу для жизненно необходимых врожденных реакций. Набор этих реакций обеспечивает первичную адаптацию после рождения (например, пищевые, дыхательные, защитные реакции). Взаимодействие нейронных групп, обеспечивающих ту или иную реакцию либо комплекс реакций, составляет функциональную систему.

Возрастная эволюция мозга и ее принципы гетерохронности

В процессе онтогенетического развития мозг человека претерпевает значительные изменения. В анатомическом отношении мозг новорожденного и мозг взрослого человека существенно отличаются. Это значит, что в процессе индивидуального развития происходит возрастное эволюционирование мозговых структур. Даже после завершения морфологического созревания нервной системы человека остается необъятная «зона роста» в смысле совершенствования, перестройки и нового образования функциональных систем. Мозг как совокупность нервных элементов остается у всех людей примерно одинаковым; однако на основе этой первичной структуры создается бесконечное разнообразие функциональных особенностей.

В процессе эволюции мозга выделяют два важнейших стратегических направления. Первое из них заключается в максимальной предуготованности организма к будущим условиям существования. Это направление характеризуется большим набором врожденных, инстинктивных реакций, которыми организм оснащен буквально на все случаи его жизни. Но набор таких «случаев» довольно стереотипен и ограничен: питание, защита, размножение.

В рамках второго направления эволюции происходит неуклонное увеличение размеров коры больших полушарий мозга. Этот отдел является наименее специализированным и наиболее пригодным для фиксации личного опыта. Принцип кортикализации функций предполагает возможность их непрерывного совершенствования.

На каждом возрастном этапе какие-то функции или отдельные звенья нервно-психического развития выглядят наиболее активными и сформированными. Наступает следующий возрастной период – и картина меняется:

недавние «лидеры» отходят на вторые места, появляются новые формы и способы реагирования.

Например, новорожденный ребенок обладает набором первичных автоматизмов, обеспечивающих прежде всего акт сосания и регуляцию мышечного тонуса. Зрительное, слуховое восприятия находятся еще в рудиментарном состоянии. Но постепенно зрительные реакции становятся все более активными: от автоматической фиксации взгляда на случайно попавшем в поле зрения предмете ребенок переходит к самостоятельному зрительному поиску; он приобретает способность разглядывать предмет, «ощупывать» его взглядом. К шестому-седьмому месяцу жизни разглядывание становится важнейшим способом изучения окружающего мира. Однако вскоре, как только появляется возможность брать предметы, перекладывать их из одной руки в другую (девять-десять месяцев), активное манипулирование приобретает главную роль в деятельности ребенка. С появлением речи мануальное (ручное) познание все более вытесняется словесным.

Если какой-то возрастной этап представить как финишную черту, то можно увидеть, что к данному финишу различные функциональные системы приходят с разной степенью зрелости, совершенства. Одни уже почти оформились и в дальнейшем лишь незначительно модифицируются, другие только начинают формироваться. В этом заключается принцип гетерохронности, неодновременности созревания отдельных функциональных систем мозга. Зрительное восприятие, например, совершенствуется быстрее, чем слуховое или вкусовое, а способность понимать обращенную речь возникает гораздо раньше, чем умение говорить.

Гетерохронность развития отдельных звеньев функциональной системы регистрируют при помощи анатомо-физиологических исследований. Тем самым объективно раскрывается материальный субстрат процессов развития мозга. В частности, большое внимание уделяется темпам миелинизации периферических нервов – скорости образования миелиновой оболочки в нервных проводниках. Миелиновая оболочка является эволюционным приобретением, позволяющим проводить нервные импульсы с большей скоростью и более дифференцированно. Миелинизированные нервные волокна обнаруживаются только у представителей относительно поздних этапов эволюции и в наибольшей степени – у млекопитающих, включая человека. Сопоставление степени миелинизации у взрослых и детей различных возрастов показывает, сколь неравномерно происходит этот процесс в различных отделах нервной системы. Например, волокна лицевого нерва, участвующие в обеспечении акта сосания, оказываются миелинизированными уже к моменту рождения, а пирамидный путь, связывающий двигательные центры коры головного мозга с соответствующими отделами спинного мозга, завершает миелинизацию лишь к двум годам. Процессы миелинизации косвенно отражаются на скоростях проведения импульсов по волокнам нерва. Эти скорости определяются при помощи электронейромиографии.

Установлено, что общая тенденция, характерная для созревания нервной системы, заключается в увеличении скоростей проведения нервных импульсов. Темпы прироста скоростей в разных отделах нервной системы неодинаковы в различные возрастные периоды. Так, у новорожденных наиболее высокие скорости проведения обнаруживаются в тех волокнах лицевого нерва, которые связаны с актом сосания. Эти показатели даже мало отличаются от величин, характерных для взрослого человека. Скорости проведения в нервах верхних и нижних конечностей новорожденного значительно ниже. В дальнейшем отмечается быстрое нарастание скоростей проведения импульсов в верхних конечностях, что предшествует появлению у ребенка манипулятивной деятельности. К восьми-девятимесячному возрасту, когда возникают попытки самостоятельно вставать на ноги, обнаруживается бурный прирост скоростей проведения в нижних конечностях. Этот прирост опережает соответствующие показатели для верхних конечностей вплоть до того периода, пока ребенок не овладеет самостоятельной ходьбой. В дальнейшем скорости проведения импульсов в верхних конечностях снова начинают расти быстрее и раньше достигают характерных для взрослых норм.

Из всех этих данных следует, что гетерохрония нарастания скоростей проведения отчетливо связана с усложнением двигательных функций. Схема «лицо–руки–ноги–руки» соответствует основным этапам моторного развития ребенка. Кроме того, нарастание скоростей проведения предшествует формированию новой функции. В этом проявляется принцип опережающего обеспечения функции, характерный для развивающейся нервной системы.

Тема 2
СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ СПИННОГО МОЗГА

Центральная нервная система состоит из филогенетически более старого – спинного мозга, расположенного в позвоночном канале, и более нового – головного мозга, лежащего в полости черепа.

Морфологические особенности спинного мозга

Спинной мозг обеспечивает связи головного мозга с периферией и осуществляет сегментарную рефлекторную деятельность. Располагается в позвоночном канале от верхнего края I шейного позвонка до I–II поясничного позвонка. Внизу он переходит в мозговой конус, продолжающийся в концевую нить, которая проникает в крестцовый канал и срастается с твердой мозговой оболочкой.

Спинной мозг делят на пять частей – шейную (8 сегментов), грудную (12), поясничную (5), крестцовую (5) и копчиковую (1–3). Всего – 31–33 сегмента.

Длина спинного мозга у взрослого колеблется от 40 до 45 см, а масса равна в среднем 35 г. Его толщина увеличивается снизу вверх. В спинном мозге различают два утолщения: *шейное,* соответствующее выходу спинно-мозговых нервов, идущих к верхним конечностям; и *пояснично-крестцовое*, соответствующее выходу нервов, – для иннервации нижних конечностей.

На поперечном разрезе спинного мозга четко выделяются зоны серого и белого вещества (рис. 2). Серое вещество представляет собой скопления нейронов с их отростками, не имеющими миелиновой оболочки, отростки нервных клеток, которые располагаются в других участках спинного и головного мозга, а также нейроглию и кровеносные сосуды.

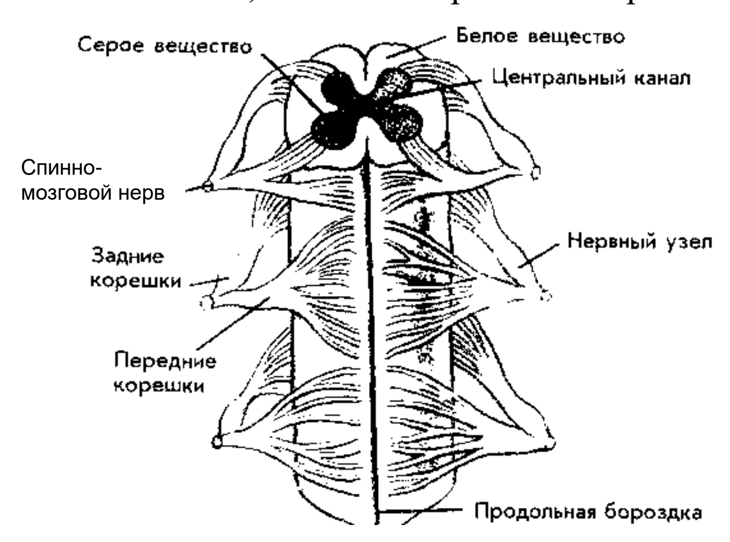


Рис. 2. Строение спинного мозга.

Серое вещество расположено в центре спинного мозга и по своей форме напоминает бабочку или букву Н. В нем различают две боковые части, расположенные в обеих половинах спинного мозга, и поперечную часть, соединяющую их в виде узкого мостика. Эта часть называется центральным промежуточным (серым) веществом, или центральной интермедиальной субстанцией. Промежуточное серое вещество продолжается в боковые части, занимая их середину (латеральное промежуточное серое вещество).

В срединных отделах центрального промежуточного вещества проходит центральный спинно-мозговой канал, который вверху переходит в полость 4 желудочка. Ткань, окружающая центральный канал спинного мозга и состоящая из нейроглии и небольшого числа нейронов с их волокнами, называется центральным студенистым веществом.

Каждая из боковых частей серого вещества образует три выступа – передний, задний и боковой. Выступы на протяжении всего спинного мозга образуют серые столбы. Каждый из них на поперечном разрезе спинного мозга получает название рога (соответственно передний, задний и боковой).

Задние рога выполняют сенсорные функции и содержат нейроны, передающие сигналы в вышележащие центры, а также в симметричные структуры противоположной стороны и к передним рогам спинного мозга.

Передние рога, за счет наличия в них мотонейронов и вставочных нейронов, выполняют двигательную функцию – все нисходящие пути ЦНС, вызывающие двигательные реакции, заканчиваются именно на нейронах передних рогов.

Боковые рога, за счет наличия в них нейронов симпатической (шейные, грудные и поясничные сегменты) и парасимпатической (крестцовый отдел) нервной системы, причастны к регуляции вегетативных функций организма.

Морфофункциональная характеристика нейронов спинного мозга

Нейроны в сером веществе образуют скопления, или ядра спинного мозга, имеющие постоянную топографию. В переднем столбе имеется 9 двигательных ядер (их нейроны посылают свои аксоны в составе передних корешков спинного мозга), в заднем столбе – 3 чувствительных ядра (в их состав входят интернейроны, т.е. элементы чувствительных и ассоциативных систем), а в боковом отделе – 4 ядра, два из которых содержат нейроны вегетативной нервной системы.

В нижних шейных и верхних грудных сегментах спинного мозга между боковым и задним столбами серое вещество в виде отростков проникает в белое вещество, образуя сетевидную структуру, т.е. ретикулярную формацию спинного мозга.

Спинной мозг содержит около 13 миллионов нейронов, из них на долю мотонейронов приходится всего 3%, а остальные 97% составляют вставочные нейроны.

Вставочные нейроны, или интернейроны, спинного мозга содержатся во всех рогах, т.е. во всех функциональных полях спинного мозга. Они обладают многочисленными сильно ветвящимися отростками различной длины; формируют многочисленные связи между нейронами в пределах одного сегмента по горизонтали, а также между нейронами двух-трех сегментов спинного мозга по вертикали. Они же формируют связи нейронов спинного мозга с головным мозгом. Вследствие такой связи между нейронами, при осуществлении единичного рефлекторного акта, в ответную реакцию могут вовлекаться различные структуры мозга. Некоторые вставочные нейроны спинного мозга являются тормозными (например, клетки Реншоу).

Нейроны вегетативной нервной системы, в том числе симпатического ее отдела, представляют собой эфферентные нейроны, аксоны которых достигают (первоначально – в составе передних корешков спинного мозга) соответственно экстрамуральных и интрамуральных ганглиев. В ганглиях происходит передача возбуждения на вторые эфферентные нейроны вегетативной системы, аксоны которых составляют постганглионарные вегетативные волокна. Именно по этим волокнам и передаются эффекторные воздействия на соответствующие структуры управляемого органа.

Мотонейроны спинного мозга в функциональном отношении делят на альфа-мотонейроны и гамма-мотонейроны.

Альфа-мотонейроны обладают большим количеством дендритов и одним типичным аксоном. Аксон альфа-мотонейрона иннервирует группу мышечных волокон. Вместе нейрон и иннервируемые им мышечные волокна называются двигательной единицей. Число мышечных волокон, входящих в двигательную единицу, различно и зависит от функции, которую выполняет мышца в целом. Гамма-мотонейроны расположены рядом с альфа-мотонейронами. Аксоны гамма-мотонейронов направляются к интрафузальным волокнам мышечных веретен.

С участием мотонейронов спинного мозга осуществляются все виды двигательной активности, в основе которых лежит реализация двигательных безусловных рефлексов (миотатических, сгибательных, шагательных, статических, статокинетических), а также многочисленных условных инструментальных рефлексов.

От каждого сегмента отходят две пары корешков – вентральные (или передние) и дорсальные (или задние), которые, соединяясь, образуют периферические спинно-мозговые нервы. Передние корешки образованы отростками двигательных и вегетативных нейронов, содержат центробежные или эфферентные волокна, проводящие двигательные и вегетативные импульсы на периферию тела. Задние корешки спинного мозга являются чувствительными, т.е. они содержат афферентные, или центростремительные, нервные волокна.

Передний и задний корешки одного уровня соединяются, образуя спинно-мозговой нерв, который вследствие этого является смешанным. Каждая пара спинно-мозговых нервов (правый и левый) соответствует определенному участку – сегменту спинного мозга. Поэтому в спинном мозге насчитывается столько сегментов, сколько пар спинно-мозговых нервов.

Афферентные входы в спиной мозг образованы аксонами нейронов спинно-мозговых ганглиев, лежащих вне спинного мозга, и аксонами клеток экстра- и интрамуральных ганглиев симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы. Первая группа афферентных входов спинного мозга образована чувствительными волокнами, по которым поступает информация от проприорецепторов мышц, сухожилий и связок (проприоцептивная чувствительность). Вторая группа афферентных входов несет информацию от рецепторов кожи (тактильных, болевых и температурных), т.е. является входом кожной экстероцептивной чувствительности. Третья группа афферентных входов несет информацию от внутренних органов (висцероцептивная чувствительность).

Спинно-мозговой узел, или ганглий, представляет собой веретенообразное утолщение, расположенное на заднем корешке. В спинномозговом узле находятся псевдоуниполярные нейроны. Каждый такой нейрон имеет один отросток, который делится Т-образно на два отростка – длинный и

короткий. Длинный, или периферический, отросток направляется на периферию в составе спинно-мозгового нерва. Его окончания представляют собой специализированные рецепторы, например, болевые рецепторы, или они непосредственно контактируют с вторичными рецепторами, например, с рецепторами вибрации (тельца Пачини). Короткий центральный отросток, или аксон афферентного нейрона, следует в составе заднего корешка в спинной мозг.

Все аксоны афферентных нейронов, вступающие в составе задних корешков в спинной мозг, делятся на две группы – медиальную (это толстые, более миелинизированные волокна) и латеральную, образованную тонкими, менее миелинизированными волокнами.

Проводящие пути спинного мозга

Белое вещество спинного мозга – это миелиновые и безмиелиновые нервные волокна, а также опорная нервная ткань – нейроглия и кровеносные сосуды. Все нервные волокна белого вещества спинного мозга можно разделить на ассоциативные волокна и проекционные, среди которых различают нисходящие и восходящие волокна.

К ***нисходящим***, или *эфферентым,* путям спинного мозга относятся следующие образования:

1) передний кортикоспинальный путь (корково-спинномозговой путь, или пирамидный путь), который содержит неперекрещенные волокна пирамидного пути, т.е. аксоны гигантских пирамидных клеток двигательной зоны коры больших полушарий, которые контактируют с мотонейронами спинного мозга;

2) латеральный кортикоспинальный путь, который содержит перекрещенные волокна пирамидного пути, т.е. несет двигательные импульсы от пирамидных нейронов противоположной половины больших полушарий;

3) вестибулоспинальный, или преддверно-спинномозговой, путь, соединяющий вестибулярные ядра ствола мозга с мотонейронами и интернейронами спинного мозга (в вестибулоспинальном пути различают боковой путь, а также передний путь, в котором отдельно выделяется пучок краевой борозды);

4) руброспинальный, или красноядерно-спинномозговой, путь (путь Монакова), несущий эфферентную импульсацию от нейронов красного ядра и мозжечка;

5) ретикулоспинальный, или ретикулярно-спинномозговой, путь, несущий эфферентные импульсы от нейронов ретикулярной формации моста к нейронам спинного мозга;

6) бульборетикулоспинальный, или луковично-ретикулярно-спинномозговой, путь, несущий эфферентные импульсы от нейронов ретикулярной формации продолговатого мозга к нейронам спинного мозга;

7) тектоспинальный, или покрышечно-спинномозговой, путь, связывающий нейроны четверохолмия с мотонейронами спинного мозга;

8) оливоспинальный, или оливо-спинномозговой, путь, несущий эфферентную импульсацию от нейронов оливы к мотонейронам верхних шейных сегментов спинного мозга.

*К **восходящим**,* или *афферентным,* путям спинного мозга относят следующие образования:

1) передний спинно-таламический путь, который проводит импульсы тактильной чувствительности (осязания и давления) к таламусу, проходя по стволу мозга в составе спинно-мозговой петли;

2) латеральный спинно-таламический путь, который проводит импульсы до таламуса от болевых и температурных рецепторов, проходя по стволу мозга в составе спинно-мозговой петли;

3) передний спинно-мозжечковый (спиноцеребеллярный) путь, или путь Говерса, передающий проприоцептивную информацию о растяжении мышц и о положении конечности нейронам червя мозжечка, поступая к нему по верхним мозжечковым ножкам;

4) задний спинно-мозжечковый (спиноцеребеллярный) путь, или путь Флексига, являющийся прямым путем и передающий проприоцептивную информацию нейронам червя мозжечка, поступая к нему по нижним мозжечковым ножкам;

5) тонкий пучок (пучок Голля), проводящий проприоцептивную и тактильную импульсацию от нижних конечностей и нижних частей тела до ядра тонкого пучка в продолговатом мозге, после чего в составе медиальной петли информация поступает к таламусу;

6) клиновидный пучок, или пучок Бурдаха, проводящий проприоцептивную и тактильную импульсацию от верхних конечностей и верхних частей тела до ядра клиновидного пучка в продолговатом мозге, после чего в составе медиальной петли информация поступает к таламусу;

7) спинно-оливный (спинооливарный) путь, или путь Гельвега, который несет информацию от кожных, мышечных и сухожильных рецепторов к ядрам оливы;

8) спинно-тектальный, или спинно-покрышечный, путь, являющийся пучком спинно-таламического пути;

9) спинно-ретикулярный путь, заканчивающийся в ретикулярной формации продолговатого мозга, представляющий собой один из пучков спинно-таламического пути.

Большинство восходящих путей спинного мозга проводит сенсорную информацию от проприорецепторов (мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов), тактильных рецепторов (рецепторов прикосновения, давления и вибрации), а также от температурных и болевых рецепторов. При этом тела первых (афферентных) нейронов лежат в спинномозговых узлах.

Функции спинного мозга

Спинной мозг осуществляет две основные функции – рефлекторную и проводниковую (во-первых, она заключается в передаче сенсорных сигналов от рецепторов кожи, мышц, сухожилий, суставов и внутренних органов к супраспинальным структурам и к коре больших полушарий, а во-вторых, она связана с передачей эфферентных сигналов головного мозга на мотонейроны и вегетативные нейроны спинного мозга).

Спинной мозг содержит компоненты двигательных, вегетативных и сенсорных систем мозга и тем самым он выполняет соответствующие функции (двигательные, вегетативные и сенсорные).

Рефлекторная функция – это осуществление безусловных двигательных и вегетативных рефлексов, а также выработанных на их основе соответствующих условных рефлексов. Спинной мозг реализует такие двигательные рефлексы, как миотатические, или сухожильные, сгибательные, чесательные, рефлекс шагательных движений, познотонические, а также висцеромоторные рефлексы, возникающие при стимуляции афферентных нервов внутренних органов (в этом случае изменяется тоническая активность мышц грудной клетки и брюшной стенки, а также мышц-разгибателей спины).

Рефлексы вегетативной нервной системы имеют свои особенности. Они возникают при возбуждении висцерорецепторов, а также тактильных, температурных, болевых, температурных рецепторов и проприоцепторов (мышечные, сухожильные и суставные рецепторы). Возбуждение этих рецепторов вызывает поток сенсорной импульсации, который непосредственно возбуждает вегетативные нейроны спинного мозга, локализованные в боковых рогах спинного мозга. По аксонам этих нейронов через вторые нейроны, находящиеся в вегетативных ганглиях, возбуждение достигает органа и вызывает соответствующий эффект, например, учащение сердечного ритма при активации симпатических нейронов спинного мозга или расслабление гладких мышц сосудов половых органов при возбуждении парасимпатических нейронов сакрального отдела спинного мозга. В целом, с участием спинного мозга реализуются такие вегетативные рефлексы, как сосудодвигательные, сердечные, трахео-бронхиальные, потоотделительные, моторные и секреторные рефлексы пищеварительного тракта, рефлексы мочеиспускания, дефекации, половые рефлексы (эрекция, эякуляция, любрикация) и другие. На базе этих врожденных рефлексов в процессе индивидуального развития формируются условные вегетативные рефлексы.

Тема 3
СТРОЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Морфологические особенности головного мозга

Головной мозг является высшим органом нервной системы. Масса головного мозга взрослого человека составляет в среднем 1300–1500 г.

Головной мозг подразделяется на ствол головного мозга, мозжечок и большой мозг. Ствол мозга – это продолговатый мозг, мост, средний мозг и промежуточный мозг (таламус, метаталамус, эпиталамус и гипоталамус). Мост и мозжечок составляют задний мозг. Задний мозг вместе с продолговатым мозгом представляют ромбовидный мозг (рис. 3).

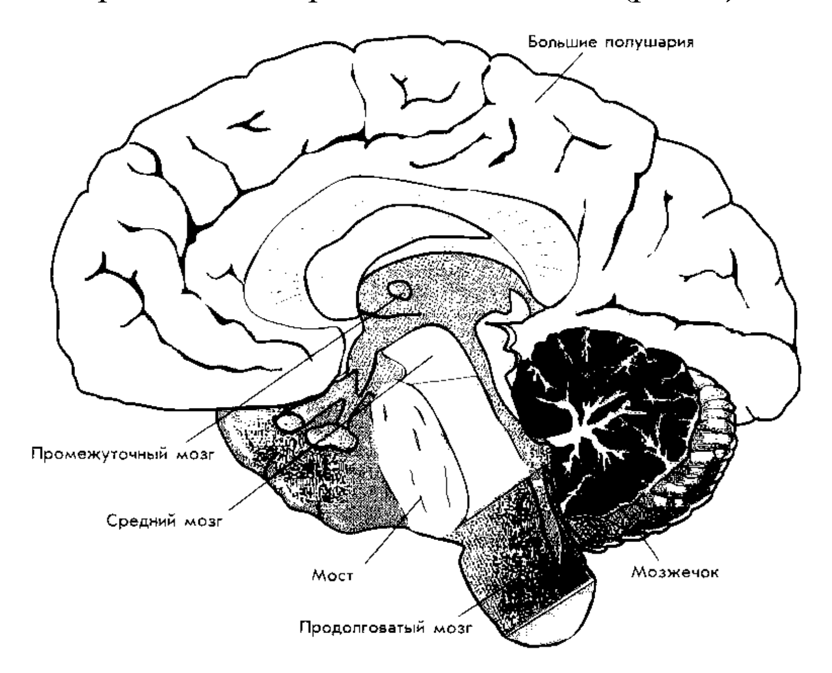


Рис. 3. Основные отделы головного мозга на продольном срезе.

Большой мозг состоит из двух полушарий (правого и левого) (рис. 4). Каждое полушарие большого мозга состоит из трех филогенетически и функционально различных систем: 1) обонятельного мозга; 2) базальных ядер, или подкорки; 3) коры большого мозга, или плаща.

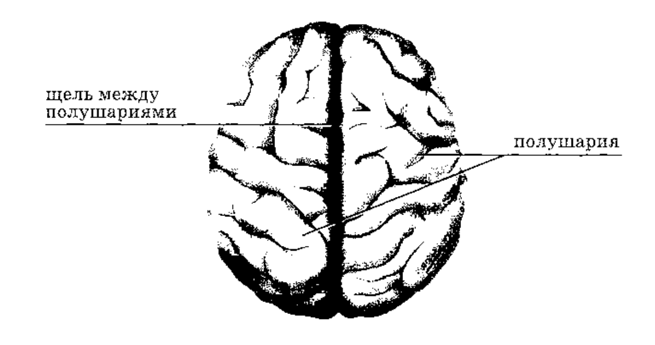


Рис. 4. Головной мозг (вид сверху).

Иногда используются такие понятия, как передний мозг и конечный мозг. Передний мозг развивается из конечного отдела нервной трубки и включает в себя промежуточный и конечный мозг. Конечный мозг развивается из переднего мозгового пузыря и состоит из коры большого мозга, мозолистого тела, полосатого тела и обонятельного мозга.

Ствол мозга – это часть головного мозга, включающая в себя продолговатый мозг, варолиев мост, средний и промежуточный мозг. Здесь находятся ядра черепно-мозговых нервов, структуры ретикулярной формации, ядерные образования, имеющие отношение к осуществлению широкого круга рефлекторных реакций соматического и вегетативного обеспечения высших функций центральной нервной системы. Через ствол мозга проходят восходящие и нисходящие пути, связывающие его со спинным и головным мозгом. Таким образом, ствол мозга теряет свойство метамерности, характеризующее спинной мозг, и представляет собой систему специализированных ядерных образований.

Продолговатый мозг

Продолговатый мозг у человека имеет длину около 28 мм и является продолжением спинного мозга (рис. 4). Структурно по разнообразию и строению ядер продолговатый мозг сложнее, чем спинной. В отличие от спинного мозга серое вещество в нем представлено скоплениями нейронов – ядрами, отделяющимися друг от друга прослойками белого вещества и структурами ретикулярной формации.

В продолговатом мозге расположены ядра V и VII–XII пар черепно-мозговых нервов, разделенные проводящими путями, проходящими через продолговатый мозг как в восходящем, так и в нисходящем направлении. Эти ядра залегают на дне четвертого желудочка, в ромбовидной ямке и частично в мосте.

Тройничный нерв (V пара) имеет двигательное ядро (иннервация жевательной мускулатуры; залегает в заднем отделе моста) и чувствительные ядра (в том числе мостовое ядро тройничного нерва, залегающее в заднем отделе моста, а также ядро продолговатого мозга; служит для восприятия тактильной чувствительности от кожи лица). Лицевой нерв (VII пара) имеет двигательное ядро (расположено в нижней части моста; иннервация лицевой мускулатуры), секреторное, или вегетативное, ядро (верхнее слюноотделительное ядро, часть которого составляет слезное ядро) и чувствительное (ядро одиночного пути). Преддверно-улитковый нерв (VIII пара) имеет две группы чувствительных ядер – вестибулярные ядра и улитковые, или акустические, ядра. К вестибулярным ядрам относят верхнее ядро (Бехтерева), медиальное ядро (Швальбе), латеральное ядро (Дейтерса) и нижнее ядро (Роллера). Три первых ядра находятся в структуре моста, а нижнее ядро – в составе продолговатого мозга. Улитковые, или кохлеарные, ядра состоят из переднего и заднего улитковых ядер, которые залегают

на границе моста и продолговатого мозга. Языкоглоточный нерв (IX пара) имеет три ядра – двигательное (двойное ядро, единое с блуждающим нервом), чувствительное (ядро одиночного пути) и секреторное, или вегетативное (нижнее слюноотделительное ядро). Блуждающий нерв (X пара) имеет три ядра – двигательное (двойное ядро, единое с языкоглоточным нервом), чувствительное ядро (ядро одиночного пути) и вегетативное (заднее ядро блуждающего нерва). Другие черепно-мозговые нервы продолговатого мозга имеют только двигательные ядра. Это добавочный нерв (XI пара) и подъязычный нерв (XII).

Характерной структурой продолговатого мозга является ретикулярная формация – скопление нейронов со специфическими свойствами, основная масса которых занимает центральную часть продолговатого мозга.

В нижней части продолговатого мозга с дорсальной его стороны находятся ядра нежного, или тонкого, канатика (пучок Голля) и клиновидного канатика (пучок Бурдаха). Латеральнее этих ядер находится олива, которая содержит комплекс ядер, в том числе нижнее оливное, медиальное добавочное оливное, заднее добавочное оливное ядро. С вентральной, или передней, стороны продолговатого мозга имеется пирамида (волокна кортикоспинального, или пирамидного, пути) и перекрест пирамид, т.е. перекрест пирамидного пути.

Продолговатый мозг, так же, как и спинной, выполняет две основные функции: *проводниковую* (проведение сенсорной и эфферентной импульсации) и *рефлекторную* (соматические и вегетативные рефлексы). В продолговатом мозге находятся три системы – двигательная, сенсорная и вегетативная.

Проводниковая функция. Через продолговатый мозг проходят все восходящие, или афферентные, пути (спинно-таламический, спинно-мозжечковый) и нисходящие, или эфферентные, пути (кортико-спинальный, руброспинальный, тектоспинальный) спинного мозга. В нем берут начало вестибулоспинальный, оливоспинальный, оливо-мозжечковый и ретикулоспинальный тракты, обеспечивающие тонус и координацию мышечных сокращений. В продолговатом мозге заканчиваются пути из коры больших полушарий головного мозга – корково-бульбарные пути. Здесь заканчиваются восходящие пути проприоцептивной чувствительности из спинного мозга (тонкий, или нежный, и клиновидный) и начинается медиальная петля, несущая эту информацию к ядрам таламуса.

Мост, средний мозг, мозжечок, таламус, гипоталамус и кора больших полушарий головного мозга имеют двусторонние связи с продолговатым мозгом. Наличие этих связей свидетельствует об участии продолговатого мозга в регуляции тонуса скелетной мускулатуры, вегетативных и высших интегративных функций, в анализе сенсорных раздражений.

Сенсорные функции продолговатого мозга. Продолговатый мозг причастен к первичной обработке сенсорных потоков, идущих от рецепторов кожи лица (чувствительное ядро тройничного нерва); вкусовых рецепторов

(чувствительное ядро языкоглоточного нерва); слуховых и вестибулярных рецепторов (соответственно улитковые и вестибулярные ядра преддверно-улиткового нерва). В задневерхних отделах продолговатого мозга проходят пути кожной, проприоцептивной, висцеральной чувствительности, часть из которых переключается здесь на второй нейрон (тонкое, или нежное, ядро и клиновидное ядро). На уровне продолговатого мозга осуществляется первичный анализ силы и качества раздражения, далее обработанная информация передается в подкорковые структуры для определения биологической значимости данной афферентации.

Вегетативные функции продолговатого мозга. Большая часть вегетативных рефлексов продолговатого мозга реализуется через расположенные в нем вегетативные ядра блуждающего нерва. Эти ядра получают информацию о состоянии деятельности сердца, сосудов, пищеварительного тракта, легких, пищеварительных желез и др. В ответ на эту информацию ядра регулируют двигательную и секреторную реакции названных органов по механизму вегетативных рефлексов. Так, возбуждение нейронов его вегетативного ядра повышает сокращения гладких мышц желудка, кишечника, желчного пузыря и одновременно расслабляет сфинктеры этих органов. При этом замедляется и ослабляется работа сердца, уменьшается просвет бронхов. Кроме того, возбуждение ядер блуждающего нерва усиливает секреторную функцию желудка, кишечника поджелудочной железы, секреторных клеток печени, а также усиливает секрецию бронхиальных желез.

В продолговатом мозге имеется центр слюноотделения, который представлен верхним слюноотделительным ядром лицевого нерва и нижним слюноотделительным ядром языкоглоточного нерва. При активации нейронов этих ядер секреция слюны возрастает.

В ретикулярной формации продолговатого мозга расположены дыхательный центр, а также сердечный и сосудодвигательный центры (они представлены ядром блуждающего нерва). Особенность этих центров состоит в том, что их нейроны способны возбуждаться рефлекторно и под действием химических раздражителей.

Дыхательный центр локализуется в медиальной части ретикулярной формации каждой симметричной половины продолговатого мозга и содержит инспираторные и экспираторные нейроны, благодаря которым совершаются вдох и выдох.

Сосудодвигательный центр регулирует тонус сосудов (при активации этого центра тонус сосудов снижается, при угнетении его деятельности – возрастает). Сердечный, или кардиоингибирующий, центр регулирует деятельность сердца – при возбуждении этого центра сила и частота сердечных сокращений, а также проводимость и возбудимость сердечной мышцы снижаются. Оба центра представлены нейронами вегетативного ядра блуждающего нерва (заднее ядро). Они функционируют совместно с гипоталамусом и другими высшими вегетативными центрами.

На дне IV желудочка расположен небольшой синеватого цвета участок – голубое пятно. Его цвет зависит от залегающих здесь пигментированных клеток. Это пятно является скоплением норадренергических нейронов, аксоны которых достигают коры больших полушарий.

Продолговатый мозг содержит и серотонинергические нейроны, которые расположены в ядрах шва продолговатого мозга. Вместе с норадренергическими нейронами голубого пятна и дофаминергическими нейронами черной субстанции серотонинергические нейроны образуют так называемую моноаминергическую систему, которая участвует в регуляции цикла «сон–бодрствование», эмоционального состояния, а также модулирует высшие психические процессы – память, внимание, мышление.

Участие продолговатого мозга в регуляции двигательной активности. Продолговатый мозг совместно с мостом и средним мозгом участвует в управлении движениями. В основном, это связано с активностью двигательных ядер черепно-мозговых нервов, обеспечивающих такие функции, как захват, переработка и проглатывание пищи, сосание, жевание, артикуляция, фонация, реализация защитных рефлексов (рвоты, чихания, кашля, слезоотделения, смыкания век), а также с деятельностью вестибулярных ядер и ядер ретикулярной формации мозга, с участием которых происходит регуляция позы.

Варолиев мост

Мост вместе с мозжечком составляет задний мозг, а вместе с продолговатым мозгом, средним мозгом и промежуточным мозгом он образует ствол (рис. 4). Толщу моста делят на переднюю (вентральную, или базилярную) часть и заднюю (дорсальную) часть, которая называется покрышкой моста. В передней части в основном находятся нервные волокна, т.е. проводящие пути, а в задней части – скопления нейронов.

Основными морфологическими структурами моста являются ядра лицевого, тройничного и отводящего нервов, ядра ретикулярной формации, голубое пятно. Восходящие пути, проходящие в области моста, – передний и латеральный спинно-таламические пути, спинно-ретикулярный путь, спинно-покрышечный путь, передний спинно-мозжечковый путь, мосто-мозжечковый путь, латеральная петля, медиальная петля. Нисходящие пути – пирамидные пути, кортико-ретикулярный путь, кортико-мостовой путь, тектоспинальный путь, ретикулоспинальный путь, медиальный и задний продольные пучки, поперечные пути.

В толще передней части моста находятся небольшие скопления серого вещества – ядра моста (понятийные ядра). На нейронах этих ядер заканчиваются аксоны пирамидных клеток коры больших полушарий (волокна кортико-мостового пути). Аксоны нейронов ядер моста образуют мосто-мозжечковые волокна, которые идут в составе средней мозжечковой ножки к мозжечку.

Важной структурой моста является трапециевидное тело, расположенное между передней и задней частями моста. Оно представляет собой пучок поперечно идущих волокон, которые начинаются от нейронов переднего улиткового (кохлеарного) ядра и достигают переднего и заднего ядер трапециевидного тела. Аксоны нейронов этих ядер составляют пучок латеральной петли, который несет информацию в подкорковые слуховые центры (нижние бугры четверохолмия среднего мозга и медиальные коленчатые тела промежуточного мозга). В боковом отделе ретикулярной формации моста на уровне его нижней границы расположено верхнее оливное ядро, которое вместе с передним и задним ядрами трапециевидного тела обеспечивает первичный анализ информации от органа слуха и затем передает информацию в подкорковые центры слуха.

Функции моста. Мост, являясь связующим звеном между бульбарным и мезенцефальным отделами головного мозга, участвует в управлении движениями, в осуществлении вегетативных функций, а также в реализации сенсорных функций мозга.

В состав моста входят двигательное и одно из сенсорных ядер (мостовое ядро) тройничного нерва (V пара), двигательное ядро отводящего нерва (VI пара), двигательное ядро лицевого нерва (VII), а также три вестибулярных ядра (верхнее, медиальное и латеральное) преддверно-улиткового нерва (VIII). На границе с продолговатым мозгом находятся кохлеарные ядра этого нерва.

Двигательная часть ядра тройничного нерва иннервирует жевательные мышцы, а также мышцу, натягивающую барабанную перепонку, и мышцу, натягивающую небную занавеску. Чувствительное ядро тройничного нерва получает сигналы от рецепторов кожи лица, передних отделов волосистой части головы, слизистой оболочки носа и рта, зубов и конъюнктивы глазного яблока и по тройнично-таламическому пути (тройничная петля) несет информацию к таламусу. Отводящий нерв иннервирует прямую латеральную мышцу, отводящую глазное яблоко кнаружи. Двигательное ядро лицевого нерва предназначено для регуляции деятельности мимических мышц лица.

Ретикулярная формация моста является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга и началом этой же системы среднего мозга.

Она участвует в регуляции двигательной (позной) активности, оказывая влияние на альфа-мотонейроны спинного мозга (по ретикулоспинальному пути), за счет коррекции активности мозжечка (с участием мостомозжечкового пути) принимает участие в регуляции дыхательной и сердечно-сосудистой систем, а также способствует выполнению сенсорных функций мозга, в том числе за счет активирующего влияния на нейроны коры больших полушарий. Кроме того, ретикулярная формация моста осуществляет интеграцию висцеральных функций с сокращениями произвольной мускулатуры.

Проводниковая функция моста обеспечивается продольно и поперечно расположенными волокнами. Продольные волокна – это все восходящие и нисходящие пути центральной нервной системы, связывающие отделы спинного и головного мозга и проходящие через варолиев мост, а также пути, идущие от моста к спинному мозгу и к мозжечку.

Сенсорная функция моста заключается в том, что его нейроны причастны к первичной обработке информации, идущей от рецепторов улитки. То есть в области моста находятся первичные слуховые центры (переднее и заднее ядра улиткового нерва, верхнее оливное ядро, переднее и заднее ядра трапециевидного тела). Кроме того, здесь находятся первичные соматосенсорные центры (чувствительное ядро тройничного нерва).

Вегетативные функции моста. В варолиевом мосте локализованы два респираторных центра, контролирующие дыхательные функции продолговатого мозга: один из них тормозит дыхательную активность (пневмотаксический), а второй осуществляет тонические влияния на дыхательный центр продолговатого мозга. Кроме того, варолиев мост принимает участие в регуляции тонуса сосудов. Это осуществляется диффузной сетью нейронов, локализованных в различных ретикулярных ядрах моста и связанных с ретикулярными нейронами продолговатого мозга. Мостовые вазомоторные нейроны представлены нейронами, учащающими импульсацию при повышении давления и урежающими ритм при снижении его, и нейронами с реципрокными свойствами.

Участие структур моста в регуляции двигательной активности. За счет мостовой части ретикулярной формации, влияющей на состояние альфа-мотонейронов спинного мозга (по ретикулоспинальному пути) и на нейроны мозжечка (по мостомозжечковому пути) осуществляются статические и статокинетические рефлексы, направленные на поддержание равновесия и позы, а также производится коррекция выполнения произвольных движений. Кроме того, за счет двигательных ядер черепно-мозговых нервов моста осуществляется регуляция поперечно-полосатой мускулатуры головы, тем самым обеспечиваются жевание, мимика, артикуляция, движение глазных яблок.

Средний мозг

Средний мозг, или мезенцефалон, – это одна из структур ствола мозга (рис. 4). В нем различают крышу, расположенную на задней, или дорсальной, поверхности, и ножки мозга, залегающие на его передней, или вентральной, поверхности.

У крыши среднего мозга различают пластинку крыши (бугры четверохолмия), состоящую из четырех холмиков. Два верхних холмика содержат подкорковые центры зрительного анализатора, два нижних являются подкорковыми центрами слухового анализатора. В углублении между

верхними холмиками лежит шишковидное тело, которое относится к промежуточному мозгу и является железой внутренней секреции.

В среднем мозге на уровне передних бугров четверохолмия находятся ядра глазодвигательного и блокового черепных нервов (III и IV пары).

Нижний отдел среднего мозга состоит из парных образований – ножек мозга. В них различают основание ножки мозга и покрышку, между которыми располагается черная субстанция. Ее цвет зависит от присутствия пигмента меланина в нервных клетках. Рядом с черным веществом располагаются красные ядра. Черная субстанция и красные ядра являются частью экстрапирамидной системы (ее паллидарного отдела). В ножках также располагаются двигательные пирамидные пути, идущие от коры большого мозга в спинной мозг, продолговатый и мост.

Полостью среднего мозга является водопровод мозга – узкий канал длиной около 1,5 см, соединяющий III и IV желудочки мозга.

В составе среднего мозга имеются проводящие (восходящие и нисходящие) пути, а также ряд ядерных образований, т.е. скоплений нейронов. Среди них двигательное ядро и два парасимпатических ядра глазо-двигательного нерва (III пара), двигательное ядро блокового (IV пара) нерва, черная субстанция, красное ядро, скопления нейронов ретикулярной формации, предкрышечные ядра, промежуточное, или интерстициальное, ядро, центральное серое вещество, а также ядра верхних и нижних бугров четверохолмия. Эти структуры обеспечивают выполнение проводниковой, сенсорной, вегетативной и двигательной функций среднего мозга. Они также реализуют важные биологические реакции – ориентировочный и сторожевой рефлексы.

Проводниковая функция. Через средний мозг проходят все восходящие пути к вышележащим отделам мозга: таламусу (медиальная петля, спинно-таламический путь), большому мозгу и мозжечку.

Вегетативные функции. В среднем мозге имеется вегетативное (парасимпатическое) ядро глазо-двигательного нерва (III пары), которое называется добавочное ядро глазо-двигательного нерва. Оно состоит из двух небольших ядер. Одно из них иннервирует сфинктер зрачка и при своем возбуждении уменьшает диаметр зрачка. Второе ядро, которое составляет основную массу добавочного ядра (примерно 96%), возбуждает цилиарную мышцу глаза и тем самым повышает преломляющую способность хрусталика, т.е. обеспечивает процесс аккомодации.

Двигательные функции реализуются за счет нейронов двигательных ядер глазо-двигательного и блокового нервов (они регулируют движение глазного яблока вверх, вниз, наружу, к носу и вниз к углу носа), нейронов четверохолмия, о чем говорилось выше, а также с участием нейронов красного ядра и черной субстанции.

Ретикулярная формация ствола мозга

В продолговатом мозге, согласно анатомической литературе, выделяют такие ядра, как заднее, или дорсальное, парамедиальное ядро, вставочное ядро, ядро околоодиночного пути, комиссуральное ядро, ядра шва продолговатого мозга. В варолиевом мосте выделяют такие ядра, как ядра шва моста и нижнее ретикулярное ядро (как продолжение гигантоклеточного ядра продолговатого мозга), верхнее ретикулярное ядро (как продолжение верхнего ядра продолговатого мозга) и ретикулярное ядро покрышки моста. В среднем мозге – это скопления нейронов ретикулярной формации вокруг водопровода, среди которых выделяют ядра покрышки.

Часть этих ядер предназначена для регуляции двигательной активности, другая часть – для регуляции вегетативных функций, в том числе реализуемых дыхательной, сердечно-сосудистой, пищеварительной и другими системами. Определенные структуры ретикулярной формации ствола мозга являются компонентами сенсорных систем, обеспечивающих неспецифический сенсорный поток, благодаря которому происходит активация коры больших полушарий. В связи с этим говорят о нисходящем и восходящем влиянии ретикулярной формации. Нисходящее влияние ретикулярной формации проявляется в регуляции деятельности мотонейронов спинного мозга и ствола мозга, а тем самым – в управлении движением. Восходящее влияние – это участие ретикулярной формации в процессах обработки сенсорной информации и в деятельности активирующих систем мозга.

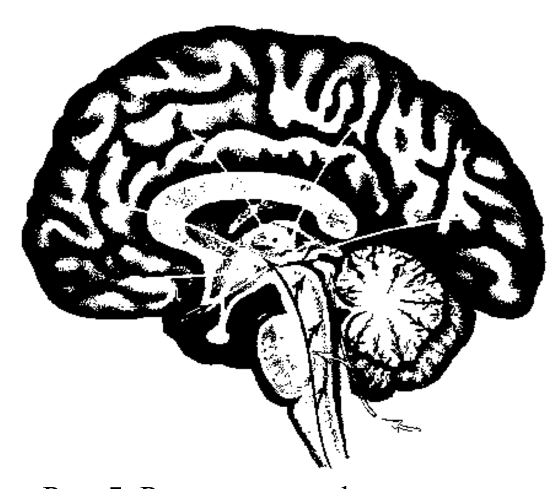


Рис. 5. Ретикулярная формация головного мозга. На схеме показаны направления нервных импульсов: от нижних «этажей» нервной системы, от органов чувств, от сетевого вещества в кору полушарий.

Под *ретикулярной формацией* понимают клеточную массу, лежащую в толще мозгового ствола от нижних отделов продолговатого до промежуточного мозга (рис. 5). Эта клеточная масса слабо структурирована, не имеет четких границ, внутри нее вкраплены чувствительные и двигательные ядра продолговатого, среднего и промежуточного мозга.

Все ядерные образования можно разделить на три категории, в зависимости от того, в какой степени они отличаются от нейронов ретикулярной формации. Так, оказалось, что наиболее отчетливо выделяются ядра III, IV, VI, XII нервов, слабее – ядра V, VII и вентральное ядро X нервов. Практически от нейронов ретикулярной формации не отличаются по строению нейроны дорсального (вегетативного) ядра блуждающего нерва.

Нейроны ретикулярной формации характеризуются немногочисленными длинными, прямыми и маловетвящимися дендритами, шипики которых слабо дифференцированы, без утолщений на концах. В медиальной части ретикулярной формации расположены крупные и гигантские клетки. В продолговатом мозге они сконцентрированы в гигантоклеточном ядре. Именно от этих клеток и отходят аксоны, формируя эфферентные пути, ретикулоспинальный тракт, пути к таламусу, мозжечку, базальным ганглиям, коре больших полушарий.

Промежуточный мозг

Промежуточный мозг (diencephalon – диенцефалон) – это сложно организованная структура мозга, принимающая участие в реализации различных функций мозга, в том числе как компонент сенсорных, двигательных и вегетативных систем мозга, обеспечивающий целостную деятельность организма.

Промежуточный мозг – это самая крупная часть ствола мозга (рис. 4). Он развивается из второго мозгового пузыря. Из нижней стенки этого мозгового пузыря образуется филогенетически более старая область – гипоталамус, или подбугорье. Боковые стенки пузыря значительно увеличиваются в объеме и превращаются в таламус, или зрительный бугор, и метаталамус. Из верхней стенки пузыря образуются эпиталамус и крыша III желудочка. Таким образом, в состав промежуточного мозга входят структуры мозга, которые располагаются вокруг третьего желудочка. Боковые стенки этого желудочка образованы таламусом, нижняя и боковая стенки – гипоталамусом (подбугорьем), верхняя стенка – сводом и эпиталамусом, который содержит железу внутренней секреции (эпифиз). Латеральной границей промежуточного мозга является внутренняя капсула, которая отделяет промежуточный мозг от подкорковых ядер.

Таламус, или таламический мозг, или зрительный бугор – представляет собой крупное, неправильной яйцевидной формы скопление серого вещества. Передний его конец заострен в виде переднего бугорка, а задний расширен в виде подушки. В таламусе выделяют нижний (или вентральный) таламус и более утолщенную часть – верхний (или дорсальный) таламус.

Серое вещество таламуса разделено прослойками белового вещества на большое количество ядер – центров восходящих афферентных путей. С функциональной точки зрения, часть ядер таламуса выполняет сенсорную функцию, другие ядра являются компонентами двигательной системы, а остальные – компонентами вегетативной и лимбической системы. В свою очередь среди сенсорных ядер таламуса выделяют три группы ядер:

- специфические релейные (или переключательные ядра, или проекционные) – доставляют сенсорную информацию в соответствующие проекционные области коры;

•специфические ассоциативные ядра – обрабатывают сенсорную информацию и доставляют ее в ассоциативные области коры большого мозга;

•неспецифические ядра, активирующие проекционные и ассоциативные области коры за счет поступающих сенсорных сигналов.

С морфологической точки зрения, большинство ядер таламуса имеют свое анатомическое название. Для удобства понимания и с функциональной точки зрения ядра таламуса объединяют в группы. Ранее выделяли 6 групп ядер таламуса, а в последние годы (Р.Я. Синельников, Я.Р. Синельников, 1996) выделяют 9 групп ядер таламуса, в том числе передние, срединные, медиальные, нижнелатеральные (вентролатеральные), внутрипластинчатые (интраламинарные), или ретикулярные, задние ядра, субталамическое ядро, ретикулярные ядра и ядра неопределенной зоны (или зоны Фореля).

1. Передние ядра таламуса располагаются в переднем бугорке таламуса. Эти ядра включены в состав лимбической системы и участвуют в формировании мотиваций, эмоций, а также в регуляции деятельности вегетативной нервной системы.

2. Срединные, или центральные, ядра, или ядра средней линии. Они залегают у медиальной поверхности таламуса под эпендимой, которая покрывает эту поверхность. В их составе 4 ядра, которые причастны к регуляции деятельности внутренних органов за счет изменения состояния вегетативной нервной системы и продукции нейрогормонов. Также они выполняют функцию неспецифических активаторов нейронов коры, т.е. относятся к неспецифическим ядрам таламуса.

3. Медиальные ядра. Основным ядром этой группы является дорсальное (верхнее) медиальное ядро (или медиодорсальное ядро). Оно расположено вблизи от внутренней мозговой пластинки и связано с другими ядрами таламуса и корой лобной доли. Оно выполняет ассоциативную функцию как компонент сенсорной системы таламуса.

4. Вентролатеральные (нижнелатеральные) ядра, или латеральная группа ядер. Это скопление 7 наиболее крупных ядер таламуса. Они располагаются латерально по отношению к передним и медиальным ядрам и лежат латерально от внутренней мозговой полоски. Большинство ядер выполняют в сенсорных системах релейную и ассоциативную функции. Исключением является переднее вентральное (нижнее) ядро, которое соединяется с внутрипластинчатыми ядрами, бледным шаром и зубчатым ядром мозжечка, имеет двухсторонние связи с корой предцентральной извилины. Это ядро поражается при болезни Паркинсона. Относится к двигательным системам мозга, а также к неспецифическим сенсорным ядрам.

5. Внутрипластинчатые, или интраламинарные, ядра, или ретикулярные ядра. Они представляют собой мелкие образования (пять ядер), залегающие в мозговых пластинках таламуса. Выполняют функцию неспецифических сенсорных ядер и имеют отношение к формированию интегративных поведенческих реакций.

6. Задние ядра таламуса. Они залегают в подушке таламуса, т.е. в самой задней его части и представляют собой три ядерных комплекса. Среди них имеются скопления слуховых и зрительных нейронов, воспринимающих информацию соответственно от слуховых и зрительных рецепторов, которая затем передается в соответствующие зоны коры по слуховой и зрительной лучистостям. Ядра подушки относят к группе специфических релейных и ассоциативных сенсорных ядер.

7. Субталамическое ядро (люисово тело). Оно расположено в нижнем отделе вентрального (нижнего) таламуса. Ядро относят к числу центров экстрапирамидной системы, т.е. к двигательным системам мозга.

8. Ретикулярные ядра таламуса. Они залегают в области вентрального (нижнего) таламуса и представляют собой тонкий слой серого вещества. К этим ядрам подходят волокна от различных отделов коры полушарий большого мозга, от бледного шара и ретикулярной формации ствола мозга. Волокна от этого ядра идут к соседним ядрам таламуса и к ретикулярной формации среднего мозга. Они относятся к двигательным системам мозга, а также к неспецифическим сенсорным ядрам таламуса.

9. Неопределенная зона. Она расположена в вентральном (нижнем) таламусе и является продолжением ретикулярных ядер таламуса. Эту зону называют полем Фореля. Она связана с бледным шаром. Эти ядра относятся к неспецифическим ядрам таламуса и к двигательным системам мозга.

В целом, таламус содержит до 120 ядер, которые соединены между собой внутриталамическими волокнами.

Метаталамус представлен коленчатыми телами – медиальными и латеральными. Это продолговато-овальные бугорки, расположенные латеральнее и книзу от подушки таламуса. В каждом из них имеются ядра соответственно медиального и латерального коленчатого тела. Эти ядра имеют задние части, расположенные в области метаталамуса, и передние части, расположенные в нижнем таламусе. Их нейроны входят в состав слухового (медиальные коленчатые тела) и зрительного (латеральные коленчатые тела) пути. Ядра метаталамуса относятся к сенсорным специфическим релейным, или переключательным, ядрам, а также к сенсорным ассоциативным ядрам.

Эпиталамус включает шишковидное тело, или шишковидную железу, поводки (соединяясь между собой, они образуют спайки поводков) и эпиталамическую спайку, или заднюю спайку мозга. Каждый поводок содержит медиальное и латеральное ядра поводка. В этих ядрах заканчиваются большинство волокон мозговой полоски таламуса (остальная часть этих волокон проходит через спайку поводка либо к ядрам поводка противоположной стороны, либо к верхнему холмику крыши среднего мозга). Эпиталамус контролирует деятельность органа обоняния, принимает участие в тормозном контроле над формированием половой системы организма, регулирует деятельность организма в соответствии с уровнем освещенности окружающей среды.

Гипоталамус (подбугорье) – передненижняя часть промежуточного мозга, его филогенетически более старый отдел и в функциональном отношении компонент лимбической системы. Он находится под таламусом, под гипоталамической бороздой, т.е. вентральнее таламуса, на дне и по бокам III желудочка. Гипоталамус представляет собой сложно организованную структуру, тесно связанную со многими отделами центральной нервной системы и гипофизом.

Соответственно эмбриональному развитию гипоталамус делится на 2 отдела – передний и задний. Передний отдел объединяет серый бугор, воронку, которая является частью серого бугра, гипофиз, зрительный перекрест и зрительный тракт. Задний отдел включает в себя сосцевидные тела и заднюю гипоталамическою область.

Серый бугор представляет собой непарный полый выступ нижней стенки III желудочка. Этот выступ состоит из тонкой пластинки серого вещества. Верхушка данного бугра вытянута в узкую полую воронку, на слепом конце которой находится гипофиз. Зрительный перекрест лежит впереди серого бугра и образован перекрестом зрительных нервов. Сосцевидные тела – два небольших возвышения белого цвета неправильной шаровидной формы. Они лежат симметрично по бокам от средней линии, спереди от задней перфорированной субстанции. Под поверхностным слоем белого вещества внутри каждого из тел находится по два серых ядра. Верхнюю границу гипоталамуса формируют конечная пластинка и перекрест зрительного нерва. Сбоку гипоталамус ограничен зрительным трактом и внутренней капсулой, а сзади примыкает к среднему мозгу.

Гипоталамус представляет собой скопление большого числа мелких и крупных ядер, каждое из которых, вероятно, выполняет определенную функцию. Число ядер гипоталамуса варьирует от 15 до 48 (по данным Г.А. Кураева и соавт.), но чаще всего говорят от 32 парах ядер. Р.Д. Синельников, Я.Р. Синельников (1996) выделяют в гипоталамусе 4 области:

1. *Верхнюю гипоталамическую область* (дорсальная область гипоталамуса). В этой области локализованы два ядра.

2. *Переднюю гипоталамическую область* (находятся 5 пар ядер).

3. *Промежуточную гипоталамическую область* (содержит не менее 6 пар ядер).

4. *Заднюю гипоталамическую область* (содержит не менее 3 пар ядер).

Н.А. Агаджанян и соавт. (1998) придерживаются классификации, согласно которой выделяется 18 пар ядер, сгруппированных в 4 группы:

1. *Преоптическая группа* – перивентрикулярное, медиальное преоптическое и латеральное преоптическое (всего 3 ядра).

2. *Передняя группа* – супраоптическое, супрахиазматическое, паравентрикулярное и переднее гипоталамическое (всего 4 ядра).

3. Средняя, или туберальная, группа, или группа ядер срединного бугра – вентромедиальное, дорсомедиальное, инфундибулярное и латеральное гипоталамическое (всего 4 ядра).

4. Задняя группа – супрамамиллярное, премамиллярное, медиальное мамиллярное, латеральное мамиллярное, субталамическое, заднее гипоталамическое и перифорниатное (всего 7 ядер).

Ядра гипоталамуса имеют мощное кровоснабжение, причем часть из них обладает изолированным дублирующим кровоснабжением из сосудов виллизиева круга. Подсчитано, что на 1 мм^2 площади гипоталамуса приходится до 2600 капилляров, в то время как на той же площади V слоя предцентральной извилины их 440, в гиппокампе – 350, в бледном шаре – 550, в затылочной доле коры большого мозга (т.е. в зрительной коре) – 900.

Капилляры гипоталамуса, в отличие от капилляров других отделов мозга, обладают высокой проницаемостью в отношении многих веществ, включая крупномолекулярные белковые соединения. Однако, высокая проницаемость капилляров приводит к уязвимости нейронов гипоталамуса, к их частому повреждению и вовлечению в патологический процесс, в том числе под влиянием нейровирусов, микробов и их токсинов.

Гипоталамус граничит с ликворсодержащими пространствами головного мозга, так как он составляет дно и боковые стенки III желудочка. Это означает, что нейроны гипоталамуса могут воспринимать химический состав ликвора и тем самым регулировать деятельность внутренних органов при изменении этого состава.

Функции гипоталамуса. Гипоталамус, за счет наличия большого числа разнообразных нейронов, связанных с другими отделами мозга, выполняет разнообразные функции, среди которых выделяют: вегетативные, сенсорные, двигательные и поведенческие (или интегративные).

Гипоталамус как высший вегетативный центр. Гипоталамус содержит нейроны, ответственные за регуляцию активности симпатических и парасимпатических центров ствола мозга и спинного мозга, а также за процессы секреции гормонов гипофиза, щитовидной железы, надпочечников и половых желез. Благодаря этому он участвует в регуляции деятельности всех внутренних органов, в регуляции таких интегративных процессов, как обмен энергии и веществ, терморегуляция, а также формирование различных по модальности биологических мотиваций (например, пищевой, питьевой и половой), благодаря чему организуется поведенческая активность организма, направленная на удовлетворение соответствующих биологических потребностей.

Гипоталамус выполняет следующие виды вегетативных регуляций.

1. Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы, в том числе координация кардиоваскулярных изменений при эмоционально-поведенческих реакциях. В передних ядрах гипоталамуса выявлены депрессорные (парасимпатические), а в задних ядрах – прессорные (симпатические) центры.

2. Регуляция проницаемости сосудистой стенки в различных гемато-тканевых барьерах.

3. Регуляция эритропоэза, лейкопоэза и тромбоцитопоэза (принимают участие ядра среднего и заднего гипоталамуса).

4. Регуляция активности свертывающей и противосвертывающей систем крови, или регуляция сосудистого, тромбоцитарного и гемокоагуляционного гемостаза.

5. Регуляция активности иммунной системы (совместно с вилочковой железой) организма.

6. Регуляция внешнего дыхания, в том числе координация легочной вентиляции с деятельностью сердечно-сосудистой системы и с соматическими реакциями. Эрготропные (симпатические) зоны гипофиза ответственны за повышение частоты и глубины дыхания, т.е. за повышение вентиляционной функции легких, а трофотропные зоны (парасимпатические) ответственны за снижение этой функции.

7. Регуляция моторной и секреторной деятельности пищеварительного тракта. Ядра переднего и среднего гипоталамуса повышают моторику и секрецию, а ядра заднего гипоталамуса угнетают ее.

8. Регуляция водно-солевого обмена, ионного состава, объема внеклеточной жидкости и других показателей гомеостаза (в том числе кислотно-щелочного равновесия), а также интенсивности мочеобразования.

9. Регуляция белкового, углеводного и жирового обмена (реализуется с участием ядер среднего гипоталамуса).

10. Регуляция основного и общего обмена, а также температуры тела (терморегуляция). Центр химической терморегуляции, или центр теплопродукции, представлен нейронами, расположенными в среднем и заднем гипоталамусе. Центр физической терморегуляции, или центр теплоотдачи, представлен нейронами передней области гипоталамуса.

11. Регуляция эндокринных функций аденогипофиза, надпочечников, щитовидной железы за счет секреции либеринов и статинов. Одной из важнейших функций гипоталамуса является регуляция деятельности гипофиза – главной железы внутренней секреции.

12. Продукция нейрогормонов (окситоцина и антидиуретического гормона, или вазопрессина) и регуляция их выделения в кровь из нейрогипофиза.

13. Регуляция биоритмов. С участием ядра переднего гипоталамуса, связанного со зрительной сенсорной системой, гипоталамус (совместно с эпифизом) участвует в регуляции биологических ритмов. Доказана роль гипоталамуса в формировании циркадианных (т.е. околосуточных) ритмов пищевого и питьевого поведения, двигательной активности, температуры тела, цикла «сон–бодрствование», содержания в крови АКТГ, серотонина, мелатонина и других гормонов и биологически активных веществ.

14. Регуляция цикла «сон–бодрствование». Гипоталамус принимает участие в чередовании состояний сна и бодрствования. Это осуществляется с участием гипногенных нейронов преоптической области, активность которых регулируется нейронами коры больших полушарий, а также нейронами ретикулярной формации среднего мозга, находящимися в центральном сером околоводопроводном веществе и покрышке (ядра Бехтерева и Гуддена).

15. Регуляция менструального цикла. Менструальный (28–30-дневный) цикл у женщин, связанный с процессом созревания фолликула, овуляцией и функционированием желтого тела, благодаря которому становится возможным оплодотворение и развитие зиготы, находится под контролем нейронов гипоталамуса, продуцирующих гонадолиберин. Эти нейроны находятся преимущественно в среднем гипоталамусе.

16. Регуляция сперматогенеза. Она осуществляется с участием гонадолиберина, который продуцируется нейронами ядер среднего гипоталамуса, а также других ядер гипоталамуса. Все возрастные особенности (начало постоянного созревания сперматозоидов в период полового созревания и окончание этого процесса в постклимактерическом периоде) также связаны с изменением ритма продукции гонадолиберина.

17. Регуляция лактации. Она осуществляется с участием различных нейронов гипоталамуса, в том числе тех, что продуцируют гонадолиберин, пролактолиберин, пролактостатин и окситоцин (эти нейроны расположены в передней и средней областях гипоталамуса).

18. Регуляция сократительной деятельности матки беременных женщин. Она осуществляется за счет различных нейронов гипоталамуса, которые продуцируют гонадолиберин (он необходим для развития беременности), а также окситоцин, при прямом воздействии которого на миоциты матки беременных женщин (накануне срочных родов) или рожениц происходит усиление спонтанной сократительной активности гладких мышц матки, что способствует раскрытию шейки матки и рождению плода.

Формирование мотиваций и организация поведенческой деятельности, направленной на удовлетворение соответствующих биологических потребностей. Гипоталамус участвует в формировании мотиваций и поведенческих реакций, направленных на их удовлетворение:

1) формирование пищевой мотивации, в том числе чувства голода и чувства насыщения. Центр голода находится в латеральном ядре среднего гипоталамуса, а также в отдельных ядрах заднего гипоталамуса;

2) формирование питьевой мотивации (в том числе чувства жажды) и питьевого поведения. В гипоталамусе имеются центр жажды (представлен ядром среднего гипоталамуса) и центры водного насыщения (представлен нейронами вентромедиального ядра среднего гипоталамуса);

3) регуляция полового поведения и полового влечения (либидо). Осуществляется с участием нейронов, локализованных в медиальном пучке

переднего мозга (латеральные участки среднего гипоталамуса), а также нейронов преоптической, передней, средней и задней областей гипоталамуса (при взаимодействии с нейронами лимбической системы);

4) формирование агрессивного поведения. В переднем, латеральном и заднем отделах гипоталамуса имеются нейроны, возбуждение которых приводит к формированию агрессивного поведения, характер которого зависит от места локализации нейронов. Так, при раздражении передних отделов гипоталамуса наблюдается пассивно-оборонительная реакция, или ложная ярость; раздражение заднего гипоталамуса вызывает активную агрессию, которая сопровождается расширением зрачков, повышением кровяного давления, сужением просвета артериальных сосудов, сокращением желчного и мочевого пузырей.

Морфологические и физиологические особенности коры больших полушарий

Кора большого мозга является наиболее дифференцированным отделом нервной системы. Она неоднородна за счет происхождения в филогенезе и представлена древней корой (палеокортекс), старой корой (архикортекс, архиокортекс), промежуточной, или средней, корой (мезокортекс) и новой корой (неокортекс).

Кора большого мозга покрывает поверхность полушарий и образует различные по глубине и протяженности борозды, между которыми расположены различной величины извилины большого мозга. Каждое полушарие разделено на пять долей – лобная, или фронтальная; теменная, или париентальная; затылочная, или окципитальная; височная, или темпоральная, и островковая доля, или островок (рис. 6).

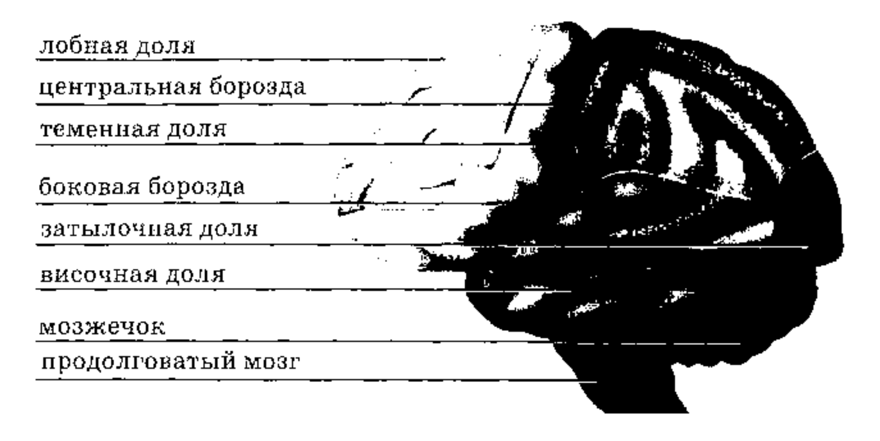


Рис. 6. Головной мозг (вид сбоку).

Лобную долю отделяет от теменной доли центральная, или роландова, борозда. В лобной доле различают предцентральную извилину, верхнюю, среднюю и нижнюю извилины. Нижняя извилина делится восходящими бороздами на три части – покрышечную, треугольную и глазничную. Латеральная, или сильвиева, борозда отделяет височную долю от лобной и теменной.

Теменная доля содержит такие извилины, как постцентральная, верхняя и нижняя теменные дольки (в последней находятся две извилины – надкраевая и угловая). В этой доле различают также лобно-теменную покрышку – это область, которая образована частично нижней лобной извилиной, предцентральной и постцентральной извилинами. Затылочная доля не содержит четко выраженных извилин. *Височная доля* содержит верхнюю, среднюю и нижнюю височные извилины, а также 2–3 поперечные височные извилины. *Островковая доля* содержит несколько коротких извилин островка и одну длинную извилину островка.

На медиальную поверхность выходят лобная, теменная и затылочная доли. Здесь имеется поясная извилина, которая начинается подмозолистым полем и через перешеек поясной извилины переходит в парагиппокампальную извилину. Позади подмозолистого поля находится паратерминальная извилина. На медиальной поверхности полушарий большого мозга имеется медиальная лобная извилина, которая переходит в парацентральную дольку.

На глазничной поверхности лобной доли находятся прямая извилина, ряд небольших глазничных извилин, медиальная и латеральная обонятельные извилины, обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный треугольник, обонятельный бугорок, медиальная и латеральная обонятельные полоски. На нижней поверхности височной доли расположена зубчатая извилина, передний конец которой переходит в крючок, а задний – в ленточную извилину. Здесь же находится извилина гиппокампа. Ее передняя часть образует крючок, а задняя переходит в язычную извилину. Остальную часть нижней поверхности височной доли занимают медиальная и латеральная затылочно-височные извилины.

Морфофункциональная организация древней, старой и промежуточной коры головного мозга

Древняя (палеокортекс) и старая (архиокортекс) кора включают ряд структур больших полушарий, филогенетически возникших раньше неокортекса.

Древняя кора, или палеокортекс, – это наиболее просто устроенная кора больших полушарий, которая содержит 2–3 слоя нейронов. Компонентами древней коры являются обонятельный бугорок и окружающая его кора, включающая участок переднего продырявленного вещества. В состав древней коры входят такие образования, как препериформная, периамигдалярная области коры, диагональная кора и обонятельный мозг, включающий обонятельные луковицы, обонятельный бугорок, прозрачную перегородку, ядра прозрачной перегородки и свод.

Обонятельный мозг топографически делится на два отдела – 1) периферический отдел, или обонятельная доля, и 2) центральный отдел (извилины мозга). В состав периферического отдела входят образования,

лежащие на основании мозга, – обонятельная луковица; обонятельный тракт; обонятельный треугольник; медиальная и латеральная обонятельные извилины; медиальная и латеральная обонятельные полоски; переднее продырявленное пространство (или полоска Брока). В состав центрального отдела входят три извилины – парагиппокампальная извилина (извилина гиппокампа), зубчатая и поясная извилины.

Старая кора, или архиокортекс (архипаллиум), появляется позже палеокортекса. Она содержит только трои слоя нейронов. В состав архиокортекса входят гиппокамп, основание гиппокампа, зубчатая и поясная извилины.

Промежуточная кора (межуточная кора, средняя кора, или мезокортекс) представляет собой пятислойные участки коры. В состав мезокортекса входят такие образования, как нижний отдел островковой доли, парагиппокампальная извилина и нижний отдел лимбической области коры. При этом под лимбической областью коры понимают часть новой коры полушарий большого мозга, которая занимает поясную и парагиппокампальную извилины.

Упоминая древнюю и старую кору, используют объединенное понятие «архиопалеокортекс». Структуры архипалеокортекса имеют множественные связи, как между собой, так и с другими образованиями мозга, локализованными в стволовой части мозга. Практически все отделы архиопалеокортекса имеют двусторонние связи с ядрами ретикулярной формации среднего мозга, что дает возможность архиопалеокортексу модулировать нисходящее и восходящее влияние ретикулярной формации ствола мозга. Обилие этих связей позволяет объединить в единое целое структуры архиопалеокортекса, промежуточного мозга и ствола мозга. Такое объединение получило название *«лимбическая система»*.

Морфологические и физиологические особенности новой коры большого мозга (неокортекса)

Основной структурной особенностью коры является экранный принцип ее организации. Главное в экранной организации нейронных систем заключается в геометрическом распределении проекций высших рецепторных полей на большой поверхности нейронального поля коры. Возникновение экранной организации связано с появлением предметного восприятия и определяет структурные основы более высшего уровня анализа. Для экранной организации наиболее характерна правильная организация клеток и волокон, которые идут перпендикулярно поверхности или параллельно ей. Такая сходная ориентация многих нейронов коры обеспечивает возможности для объединения нейронов в группировки.

Клеточный состав в новой коре очень разнообразен; величина нейронов колеблется от 8–9 мкм до 150 мкм. Преобладающее большинство клеток

(их в коре человека 15 млрд) относится к двум типам: пирамидным и звездчатым. Кроме того, в новой коре имеются и веретенообразные нейроны.

Пирамидные нейроны имеют форму тела в виде пирамидки, от основания которой отходит обычно длинный аксон, который может покидать серое вещество, проходя в другие зоны коры, другое полушарие или структуры мозгового ствола. Различают проекционные (крупные), ассоциативные (средние) и вставочные (мелкие) пирамидные нейроны. От верхушки пирамиды вверх поднимаются дендриты, которые, проходя через несколько слоев коры, делятся Т-образно на тонкие концевые веточки.

Звездчатые нейроны отличаются от пирамидных тем, что их дендриты отходят от всей поверхности тела нейрона. Аксон звездчатых нейронов короткий, сильно ветвящийся, он обеспечивает короткие связи внутри данной нейронной группировки.

Веретенообразные нейроны имеют более длинные аксоны, распространяющиеся чаще горизонтально в пределах серого вещества.

У человека новая кора, т.е. серое вещество, занимает примерно 96% от всей поверхности полушарий большого мозга (толщина серого вещества колеблется от 1,5 до 4,5 мм) и характеризуется многослойностью. По морфологическим особенностям в коре выделяют 6 слоев (пластинок) и для каждой характерны четкие морфологические особенности – нейронный состав, ориентация нейронов, расположение дендритов и аксонов.

Первый слой – молекулярная пластинка (поверхностный молекулярный слой). Это небольшой по толщине слой, который состоит из небольшого количества горизонтально ориентированных мелких нейронов, отростки которых не выходят за пределы коры.

Второй слой – наружная зернистая пластинка (наружный зернистый слой). Он содержит тела множества звездчатых нейронов и мелких пирамидных нейронов, а также сеть тонких нервных волокон.

Третий слой – наружная пирамидная пластинка (наружный пирамидный слой). Содержит тела пирамидных нейронов среднего размера, отростки которых не образуют длинных проводящих путей.

Четвертый слой – внутренняя зернистая пластинка (внутренний зернистый слой). Состоит из плотно расположенных коротких аксонных звездчатых нейронов.

Пятый слой – внутренняя пирамидная пластинка (ганглиозный, или внутренний пирамидный слой). В нем содержатся крупные пирамидные нейроны, или клетки Беца. Этот слой определяется в составе 4-го и 6-го полей (по Бродману), где начинаются корково-ядерные и корково-спинномозговые пути. Они представляют собой аксоны пирамидных нейронов. От пирамидных нейронов отходят многочисленные апикальные дендриты, которые поднимаются в первый слой коры.

Шестой слой – мультиформная пластинка (полиморфный слой). Он состоит из большого количества мелких полиморфных клеток. Их аксоны уходят в белое вещество, а дендриты поднимаются в пятый слой, т.е.

во внутреннюю пирамидную пластинку. Этот слой без резких границ продолжается в белое вещество полушарий.

Толщина слоев и количество нейронов в них неодинаковы в различных областях новой коры, в ряде случаев слой делится еще на подслои.

Цитоархитектонические поля коры большого мозга. В различных участках новой коры одного и того же животного или человека имеются определенные особенности в тонкой нейронной организации, количестве и размерах нейронов, ходе волокон, ветвлении дендритов, толщине слоев. На основании такого цитоархитектонического различия в коре больших полушарий выделяются цитоархитектонические поля и области.

Наряду с горизонтальной организацией по слоям в неокортексе имеется четкая вертикальная организация в виде систем нейронов, объединенных в вертикальные группировки клеток всех слоев коры. Такая вертикально организованная группа клеток, являющаяся функциональной единицей коры, была названа *вертикальной колонкой коры*.

Вертикально нейроны взаимодействуют теснее, чем горизонтально. Была выдвинута гипотеза колончатой организации неокортекса, основное содержание которой заключалось в следующих пяти положениях:

1. Все нейроны колонки реагируют на одну и ту же модальность однотипных сенсорных стимулов.

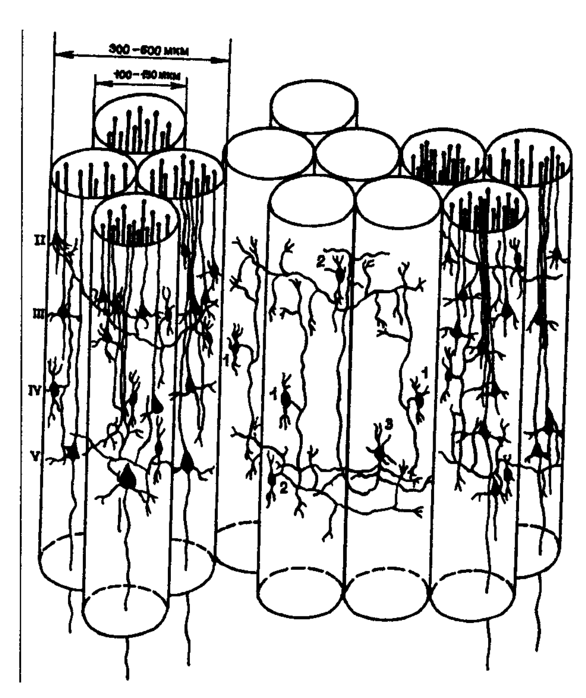


Рис. 7. Схема взаимоотношений колонок (микромодулей) и функциональных модулей в коре мозга низших приматов, основанная на внутрикорковом торможении – II, III, IV, V – слои коры; 1 – веретенообразный нейрон; 2 – пирамидный нейрон; 3 – звездчатый нейрон.

2. Все нейроны колонки имеют почти одинаковые рецептивные поля.

3. Все нейроны колонки отвечают на раздражение рецептивных полей с одинаковым латентным периодом.

4. Вертикальные колонки, нейроны которых реагируют на различные модальности однотипных сенсорных стимулов, пространственно разнесены.

5. Активация одной колонки вызывает торможение соседних, непосредственно окружающих ее колонок.

Каждая вертикальная колонка (рис. 7) представляет собой вертикальный цилиндр диаметром около 100–150 мм, включающий в себя нейроны всех слоев коры. Это нейронное объединение – локальная нервная сеть, которая, перерабатывая информацию, передает ее с входа на выход. Структурной основой

вертикальной корковой колонки являются вертикально ориентированные пучки апикальных дендритов, берущих начало от крупных и средних пирамидных нейронов. Расстояние между отдельными пучками дендритов соответствует расстоянию между группами клеток, образующих колонки. Функционально колонка представляет собой объединение вертикально связанных пирамидных и звездчатых клеток разных слоев, аксоны которых также ветвятся в вертикальном направлении. Звездчатые клетки являются возбуждающими и тормозными интернейронами такого объединения, имеющего свои афферентные входы, внутрикорковые межнейронные связи и эфферентные выходы по аксонам пирамидных клеток.

Морфофизиологическое изучение взаимоотношений одновременно регистрируемых близкорасположенных нейронов коры привело к представлению о том, что элементарными функциональными единицами являются не отдельные нейроны, а элементарные нейронные объединения – нейронные ансамбли.

Элементарные нейронные ансамбли реализуют свои функции статистически, и участие отдельных нейронов в каждом элементарном ансамбле не фиксированное, а в той или иной степени вероятностное. С вероятностно-статистическими свойствами элементарных нейронных ансамблей связаны высокая пластичность и надежность функционирования нейронных систем неокортекса.

Элементарные нейронные ансамбли являются «кирпичиками», наиболее простыми элементами, из которых могут складываться более крупные нейронные объединения в виде динамической мозаики их пространственно-временного распределения. В узорах динамической мозаики отражаются воспринимаемые события и вызываемые ими акты нервной деятельности. Несколько элементарных нейронных ансамблей, расположенных в разных слоях коры, объединены в вертикальные колонки коры.

Колонкам корковых нейронов присуща тонкая функциональная специализация. Так, в соматосенсорной коре каждая колонка иннервирует только одно спинальное моторное ядро и получает строго определенные, топографически раздельные кожные и проприоцептивные сигналы с конечности, иннервируемой этим ядром.

Элементарные нейронные ансамбли и вертикальные колонки коры представляют начальные уровни нейронных объединений в коре, т.е. их микросистемы. Следующим этапом интеграции нейронов является объединение нескольких вертикальных микроколонок в более крупное объединение – макроколонку, или функциональный корковый модуль. Структурной основой образования таких корковых модулей (рис. 7) является горизонтальное ветвление аксонов специфических таламокортикальных афферентов, а также горизонтальные связи аксонов звездчатых клеток и аксонных коллатералей пирамидных нейронов.

Локализация функций в коре. В зависимости от характера выполняемых функций новая кора состоит из моторных, сенсорных и ассоциативных областей (рис. 8).

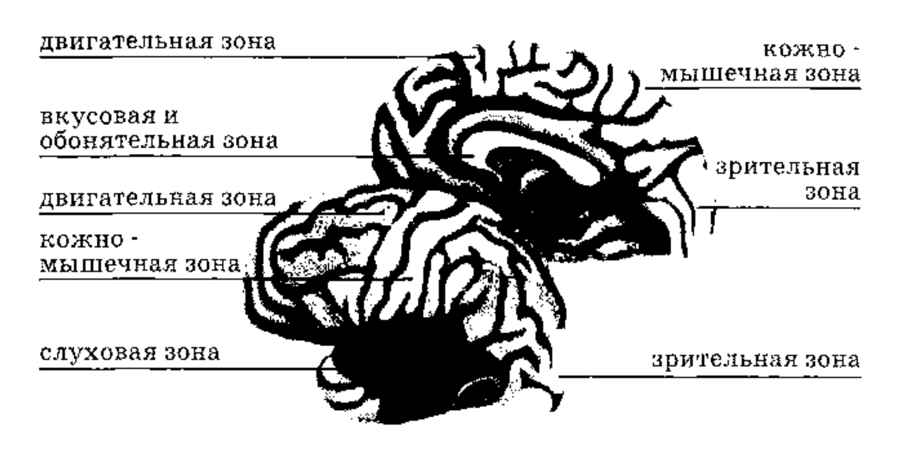


Рис. 8. Функциональные зоны больших полушарий головного мозга.

Моторные зоны коры у человека расположены в предцентральной области (передней центральной извилине и задних отделах верхней и средней лобных извилин), в цитоархитектонических полях 4 и 6. Кроме них на медиальной поверхности коры расположена дополнительная моторная область.

Сенсорные зоны коры осуществляют высший уровень сенсорного анализа. Они получают афферентную импульсацию от специфических ядер таламуса и, пространственно распределяя ее на экранной проекции, имеют топический принцип организации. Поэтому они называются проекционными зонами. Наряду со сложным анализом в сенсорных зонах происходят интеграция и критическая оценка информации, которая приходит сюда по специфическим афферентным входам. Сенсорная афферентация, поступающая в кору, имеет множественное представительство: каждая из сенсорных зон включает зону первичной проекции, вторичную и третичную. Основными сенсорными зонами являются зрительная, слуховая и соматическая сенсорные системы коры.

Зрительная сенсорная система коры представлена первой зрительной областью (поле 17) и второй зрительной областью (поля 18 и 19). В первой зрительной области имеется четкое пространственное распределение сетчатки – ретинотопическая организация. При локальном разрушении участков поля 17 выпадают соответствующие участки поля зрения.

Вторичные зрительные области (поля 18 и 19) осуществляют ассоциацию зрительной информации с тактильной, проприоцептивной и слуховой информацией. Такой синтез обеспечивает более полную оценку зрительной информации, дает представление о ее значимости. Если повреждение поля 17 приводит к потере зрения, то повреждение полей 19 и 18 – к нарушению оценки увиденного; теряется способность понимать смысл написанного текста. Если электрическое раздражение поля 17 вызывает

у человека световые ощущения, то стимуляция поля 19 – зрительные галлюцинации. При поражении поля 37 возникает зрительная предметная агнозия, при поражении поля 39 – нарушение восприятия пространственных отношений.

Слуховая сенсорная система коры состоит из первичных слуховых зон (поля 41 и 42), расположенных в основном в латеральной борозде, и вторичных слуховых областей (поля 21, 22, 52). Электрическое раздражение первичной слуховой коры вызывает ощущение шума и звона в ушах, а одностороннее поражение вызывает нарушение слуха, но не приводит к полной глухоте в связи с сохранением слуховой коры в противоположном полушарии.

Вторичные слуховые зоны имеют ассоциативные связи с другими сенсорными системами, их деятельность связана с оценкой видовой и индивидуальной значимости звуковых сигналов. Отдельные участки вторичных слуховых полей в левом полушарии человека связаны с пониманием звучащих слов и способностью их произносить. Поэтому при их поражении (поле 22) возникает сенсорная афазия, или афазия Вернике.

Соматическая сенсорная система коры анализирует сигналы кожной, мышечной и висцеральной чувствительности. Она состоит из первичной и вторичной соматосенсорных областей. Первичная соматосенсорная зона занимает заднюю центральную извилину (поля 1, 2 и 3) и является высшим уровнем анализа информации от рецепторов кожи и мышц. Сюда приходят аксоны релейных клеток заднего вентрального ядра таламуса.

При электрической стимуляции локальных участков соматосенсорной коры у человека возникают ощущения давления, прикосновения или тепла на соответствующем участке противоположной стороны тела. При поражении участка этой области наступает потеря тонкой градации тактильных ощущений и появляется неловкость движения в соответствующей части тела.

Вторая соматосенсорная зона расположена в латеральной борозде, вентральнее первой сенсорной зоны, и занимает значительно меньшую площадь. Сюда поступают аксоны релейных клеток центрального заднего ядра таламуса, несущие информацию и от висцерорецепторов. В области постцентральной извилины, где представлена тактильная и температурная рецепция ротовой полости, происходит анализ вкусовых сенсорных сигналов.

Ассоциативные зоны коры (в отличие от проекционных зон) не имеют специализированных входов, конкретных проявлений при стимуляции или поражении. Они являются «молчащими» зонами. Основными ассоциативными зонами являются теменная (поля 5, 7, 39, 40) и лобная (поля 8, 9, 10, 11, 12) ассоциативные области.

Теменная ассоциативная область обеспечивает воссоздание целостных образов предметов или явлений. Здесь осуществляется интеграция афферентных потоков разных сенсорных систем, необходимая для реализации приспособительного поведения. При ее повреждении нарушается способность комплексного восприятия предметов во всей совокупности их качественных признаков, дифференцировки предметов, пространственной дискриминации. В первую очередь теряется способность синтеза

отдельных компонентов в сложную систему целесообразного поведения. Стимуляция участков теменной области приводит к изменениям в процессах памяти. Так, с помощью подобной процедуры можно вызвать у человека воспоминания о событиях, в которых он раньше участвовал. Эти воспоминания сопровождаются такими же эмоциональными переживаниями, как и во время прошедших раньше событий.

У человека передние участки лобной области участвуют в реализации наиболее сложных процессов, связанных с сохранностью личности, формированием социальных отношений. Предполагают, что эти участки лобной коры связаны с механизмами организации целенаправленной деятельности, формированием программы действия и принятием решения.

Лобные области коры у человека непосредственно участвуют в деятельности второй сигнальной системы – речевой сигнализации. Раздражение или повреждение нижних участков лобной коры левого полушария приводит к различным нарушениям речевой функции. При поражении центра Брока наступает моторная афазия, когда нарушаются речевые движения. Больной способен издавать отдельные звуки, но не может произнести ни одного слова. При других локализациях поражения нарушается способность писать – аграфия, способность читать вслух или способность воспринимать речь (сенсорная афазия Вернике).

Морфологические и физиологические особенности белого вещества большого мозга

Масса белого вещества в обоих полушариях большого мозга составляет 465 г, а объем – 445 см^3. Оно образуется из миелинизированных нервных волокон, среди которых выделяют *проекционные, ассоциативные и комиссуральные волокна*.

Проекционные волокна обеспечивают двустороннюю связь коры со всеми рецепторами организма и всеми рабочими органами. Ассоциативные и комиссуральные волокна объединяют кору полушарий в целостную динамическую систему. Проекционные нервные волокна делят на *восходящие волокна и нисходящие.*

Восходящие волокна соединяют кору полушарий с нижележащими центрами и передают импульсы к коре, а нисходящие волокна передают информацию от коры к нижерасположенным структурам мозга и рабочим органам. Восходящие волокна представлены слуховыми и таламическими лучистостями.

Нисходящие пути от коры больших полушарий. Различают 6 основных путей, по которым информация от коры больших полушарий достигает нижерасположенных структур мозга.

Ассоциативные нервные волокна соединяют между собой различные участки коры в пределах одного и того же полушария. Среди них есть волокна, которые на всем своем протяжении остаются в толще самой коры, – это *интракортикальные ассоциативные волокна*. Их очень много, особенно

в поверхностных слоях коры. Те ассоциативные волокна, которые выходят из коры в белое вещество, а затем вновь возвращаются в кору в другом месте, называются *экстракортикальными ассоциативными волокнами*. Они подразделяются на короткие и длинные. Короткие ассоциативные пути представлены дугообразными волокнами большого мозга, которые соединяют соседние извилины мозга. К длинным ассоциативным путям относятся:

1) верхний продольный пучок, соединяющий лобную, затылочную и теменную доли;

2) нижний продольный пучок, связывающий затылочную долю с височной;

3) крючковидный пучок, связывающий полюс лобной доли с крючком височной доли и смежными с ним извилинами;

4) пояс, соединяющий область обонятельного треугольника и подмозолистое поле с крючком.

Комиссуральные нервные волокна соединяют участки различных полушарий. К ним относятся мозолистое тело, передняя спайка и спайка свода.

Мозолистое тело – главное соединительное звено полушарий мозга. Оно представляет собой вытянутое образование длиной 7–9 см и является самой большой спайкой, или комиссурой, мозга. Отходящие от мозолистого тела волокна в каждом полушарии образуют лучистость мозолистого тела, которая представлена лобной, теменной, височной и затылочной частями.

Передняя спайка состоит из двух частей. Передняя часть соединяет между собой крючки обеих височных долей, а задняя часть связывает парагиппокампальные извилины. Таким образом, эта спайка относится к обонятельному мозгу.

Спайка свода расположена между ножками свода (под валиком мозолистого тела) и соединяет между собой правый и левый гиппокамп. Нервные волокна этой спайки начинаются в сером веществе гиппокампа одной стороны, вступают в ножки свода, переходят через среднюю линию и направляются в серое вещество гиппокампа другой стороны.

Свод относится к белому веществу мозга, а также к обонятельному мозгу. Он представляет собой сильно изогнутый удлиненный тяж, состоящий из продольных проекционных волокон. В нем различают тело, ножки и столбы. Тело свода располагается под мозолистым телом. Боковые поверхности тела свода свободно прилегают к таламусам, к их верхним поверхностям и медиальным верхним краям. Задний отдел свода – это правая и левая ножки свода. Они срастаются с нижней поверхностью мозолистого тела.

Таким образом, свод с помощью мощных проекционных волокон соединяет между собой крючок парагиппокампальной извилины с сосцевидными телами, а в конечном итоге соединяет между собой обонятельный мозг (гиппокамп, парагиппокампальную извилину), таламус, гипоталамус и средний мозг.

Мозговые оболочки головного и спинного мозга

Спинной и головной мозг окружен тремя мозговыми оболочками – твердой, паутинной и мягкой (рис. 9).

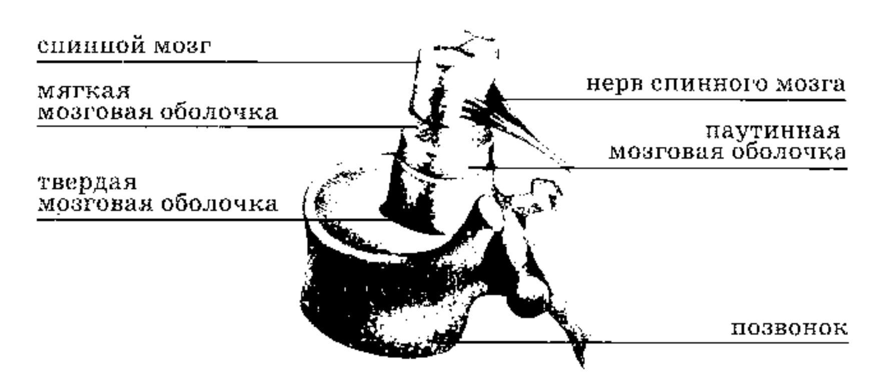


Рис. 9. Участок спинного мозга.

Твердая оболочка – самая наружная оболочка. Представляет собой оболочку из плотной фиброзной ткани с большим количеством эластических волокон. Наружная ее поверхность шероховата (она обращена к внутренней поверхности позвоночного канала и костей черепа), а внутренняя – гладкая, покрытая плоскими клетками.

В спинном мозге между твердой оболочкой и позвонками образуются пространства, которые заполнены жировой и рыхлой соединительной тканью. В них расположена обширная сеть венозных сосудов (внутренние позвоночные венозные сплетения). Это пространство получило название *эпидурального* (или экстрадурального) пространства.

В головном мозге твердая мозговая оболочка сращена с надкостницей черепа, т.е. эпидурального пространства в полости черепа нет. Однако между двумя пластинками твердого вещества залегают синусы твердой мозговой оболочки, представляющие собой коллекторы, по которым венозная кровь из вен головного мозга, глаз, твердой мозговой оболочки и черепных костей собирается в систему внутренних яремных вен. Синусы имеют туго натянутые стенки и в них отсутствуют клапаны. Различают такие синусы, как верхний сагиттальный синус; нижний сагиттальный синус; прямой синус; поперечный синус (самый крупный); сигмовидный синус, который переходит в верхнюю луковицу внутренней яремной вены; пещеристый синус, расположенный по бокам турецкого седла, в котором проходит внутренняя сонная артерия; клиновидно-теменной синус; верхний и нижний каменистые синусы, базилярное сплетение, затылочный синус.

Твердая мозговая оболочка головного мозга иннервируется глазничной ветвью тройничного нерва, а также снабжается ветвями блуждающего нерва и симпатическими волокнами.

Паутинная оболочка – представляет собой тонкую, полупрозрачную соединительно-тканную оболочку, лишенную сосудов и покрытую эндоте-

лием. Она располагается кнутри от твердой оболочки. В пространстве между твердой мозговой и паутинной оболочками – *субдуральное пространство* – в спинном и головном мозге проходят выходящие из мозга нервные корешки. Здесь они сопровождаются паутинной и мягкой оболочками, которые служат наружным влагалищем для нервов.

В спинном мозге паутинная оболочка при помощи многочисленных арахноидальных трабекул в ряде мест срастается с мягкой оболочкой. Между паутинной и мягкой оболочками находится *субарахноидальное* (или подпаутинное) пространство, которое заполнено спинно-мозговой жидкостью.

В головном мозге паутинная оболочка связана с твердой мозговой оболочкой грануляциями паутинной оболочки, а с мягкой оболочкой – подпаутинными трабекулами. Субдуральное пространство, как и в спинном мозге, заполнено спинно-мозговой жидкостью. Грануляции паутинной оболочки представляют собой органы, осуществляющие путем фильтрации отток спинно-мозговой жидкости в венозные синусы твердой мозговой оболочки.

Паутинная оболочка головного мозга покрывает только извилины, не заходя в борозды мозга. Т.е., паутинная оболочка перекидывается как бы мостиком от извилины к извилине. Поэтому в местах, где нет плотного контакта с мозгом, формируется подпаутинное (субарахноидальное) пространство. В отдельных местах эти пространства имеют сравнительно большие размеры, и поэтому они получили название цистерн. Выделяют такие цистерны, как:

- мозжечково-мозговая (между мозжечком и продолговатым мозгом; самая большая цистерна);
- цистерна латеральной ямки большого мозга (соответствует латеральной, или сильвиевой, борозде);
- межножковая цистерна (между ножками мозга);
- цистерна перекреста (между перекрестом зрительных нервов и лобными долями);
- цистерна мозолистого тела, обходящая цистерна (по бокам ножек мозга и крыши среднего мозга);
- боковая и средняя цистерны моста.

Обычно мозжечково-мозговая цистерна сообщается с межножковой цистерной, которая переходит в цистерну латеральной борозды, откуда спинно-мозговая жидкость переходит в более мелкие цистерны.

Все подпаутинные полости мозга сообщаются между собой с полостью IV желудочка, а через этот желудочек – с полостью остальных желудочков мозга. В подпаутинном пространстве собирается спинно-мозговая жидкость (ликвор) из разных отделов мозга.

Мягкая оболочка (или сосудистая оболочка) – самая внутренняя оболочка мозга. Она окутывает головной и спинной мозг и даже следует

внутрь мозговых борозд, проходя в само вещество мозга. Мягкая оболочка образована нежной рыхлой соединительной тканью. Она состоит из двух слоев пучков коллагеновых волокон (наружного продольного и внутреннего кругового). В толще мягкой оболочки залегает большое количество кровеносных сосудов (проникающих в вещество мозга) и нервов. Сопровождая сосуд в ткань мозга, мягкая оболочка создает как бы для него влагалище или сосудистую основу. В этих влагалищах имеются узкие щели, которые сообщаются с подпаутинным пространством. Сосудистая оболочка в спинном мозге образует пластинку – зубчатую связку. Зубцы этой связки прирастают к паутинной оболочке, а вместе с ней – и к твердой оболочке. Они удерживают спинной мозг в срединном положении, как бы подвешивая его в субарахноидальном пространстве, содержащем спинно-мозговую жидкость. Зубчатая связка делит субарахноидальное пространство спинного мозга на передний и задний отделы.

Ликвор (спинно-мозговая или цереброспинальная жидкость). Одномоментно в желудочках мозга и подпаутинном пространстве спинного и головного мозга находится около 120–150 мл ликвора, причем большая часть его приходится на подпаутинные пространства и только 20–40 мл содержится в желудочках мозга. Ликвор – это прозрачная, бесцветная жидкость с низкой плотностью и низким содержанием биологически активных веществ. Ликвор содержит такое же количество солей, как и плазма крови, его pH близок к pH крови. В ликворе мало белка, небольшое количество лейкоцитов, в том числе лимфоцитов, отсутствуют ферменты и иммуноглобулины.

Ликвор выполняет разнообразные физиологические функции. С точки зрения механики ликвор представляет собой жидкую среду, в которой находится мозг. Это предохраняет ткань мозга от толчков и сотрясений. Иначе говоря, ликвор необходим для обеспечения мягким тканям мозга гидравлической подушки, создающей надежную механическую защиту нервных клеток. Ликвор принимает участие в питании, метаболических процессах нервной ткани, в удалении за ее пределы продуктов обмена веществ. Одновременно ликвор заменяет лимфу, т.е. с помощью ликвора осуществляется дренирование тканей мозга и удаление из них осколков клеток, больших молекул в венозную систему, куда впадает ликвор.

Ликвор обеспечивает постоянство водно-осмотической среды, обеспечивает нормальное кровоснабжение в полости черепа, а также проявляет защитное действие, обладая бактерицидными свойствами и являясь компонентом иммунной системы мозга.

Ликвор образуется в основном из крови в результате ультрафильтрации и своеобразной секреторной деятельности сосудистых сплетений, расположенных в желудочках мозга. Богатая иннервация сосудистых сплетений и наличие в них рецепторных приборов указывают на то, что процесс ликворообразования регулируется ЦНС.

Из боковых (I и II) желудочков мозга ликвор поступает через межжелудочковые (Монроевы) отверстия в III желудочек. Из него через сильвиев водопровод он поступает в IV желудочек, из которого через срединное отверстие (Маженди) поступает в мозжечково-мозговую цистерну. Из боковых углублений IV желудочка через латеральные отверстия (Люшка) ликвор направляется в мозжечково-мозговую цистерну.

Другим источником образования ликвора является тканевая жидкость. За сутки образуется около 550 мл ликвора. Это означает, что примерно каждые 6 часов происходит полное его обновление.

Особенности мозгового кровотока. Гематоэнцефалический барьер

Мозг потребляет значительно больше кислорода, чем другие ткани организма. Составляя 2–3% общего веса организма, мозговая ткань поглощает в состоянии покоя до 13–20% кислорода, потребляемого всем организмом. Такое потребление обеспечивается интенсивным мозговым кровотоком – в расчете на 100 г ткани ежеминутно в мозг приходит около 50 мл крови. В среднем мозг массой 1500 г получает ежеминутно около 750 мл крови. При интенсивной умственной деятельности общий мозговой кровоток возрастает, хотя и незначительно.

Головной мозг, как никакой другой орган, требует регулярного и точно дозированного поступления и оттока крови. От того, получают ли клетки мозга с кровью необходимое количество питательных веществ, своевременно ли удаляются продукты их жизнедеятельности, зависят здоровье и сама жизнь человека.

Это объясняется тем, что головной мозг, обладая высокой интенсивностью обменных процессов, лишен субстрата, обеспечивающего питание нервной ткани за счет анаэробных процессов. Поэтому даже кратковременное нарушение кровоснабжения вызывает серьезные изменения работы клеток. Через 1,5–2 мин после прекращения поступления крови наступает потеря сознания. Если обескровливание продолжается до 3 мин, то возникают структурные нарушения нервных клеток. Через 5–6 мин наступают необратимые изменения и их гибель. Таким образом, нормальная деятельность головного мозга возможна только при достаточном количестве кислорода, поступающего из крови.

Артериальный приток крови. Подача крови в головной мозг идет по 4 магистральным сосудам: по двум внутренним сонным артериям и по двум позвоночным артериям. У человека по сонным артериям к головному мозгу притекает до 70–90% крови – значительно больше, чем по позвоночным артериям. Поэтому закупорка одной внутренней сонной артерии человека в 75% случаев приводит к тяжелым нарушениям функций мозга.

Эти четыре магистральные артерии, войдя в череп, сливаются вместе и образуют на основании мозга анастомоз, или артериальное кольцо, кото-

рое получило название артериального (виллизиевого) круга. Конструкция виллизиева круга гарантирует полную возможность перехода крови из передней части в заднюю, из правой половины в левую. Из-за важности артериального круга мозга для нормальной жизнедеятельности всего организма его называют «сердцем мозга».

От виллизиева круга берут начало сосуды, которые идут на наружную поверхность мозга (полушария головного мозга снабжаются кровью по трем артериям: передней, средней и задней мозговым), где образуют сети пиальных сосудов, от которых отходят в глубь мозга внутримозговые артерии, дающие многочисленные мозговые капилляры. Сети пиальных сосудов (находящихся на поверхности мозга) связаны между собой многочисленными анастомозами, которые способствуют быстрому перемещению крови из одной области мозга в другую, обеспечивая, как и в виллизиевом круге, высокую надежность кровообращения. Большое количество анастомозов между соседними артериями обеспечивает одинаковое давление крови по всей поверхности больших полушарий и внутри мозга.

Внутримозговые ветви артерий вступают в кору полушарий на некотором и относительно постоянном расстоянии друг от друга. В среднем на 1 $см^3$ мозга человека приходится от 12 до 27 артерий. При этом серое вещество мозга снабжается кровью значительно обильнее, чем белое. Так, 1 $мм^3$ коры мозга содержит в среднем 1000 мм капилляров, а белое вещество – около 200 мм.

Особенностью питающих сосудов коры больших полушарий является то, что артерии, спускающиеся в глубь мозга, принимают радиальное направление, поэтому их называют *радиальными.* По мере погружения они ветвятся на более мелкие артерии. Среди них выделяют короткие радиальные артерии, кровоснабжающие верхние три слоя коры, и длинные, обеспечивающие кровью нижние слои коры и белое вещество.

Стенки артериальных сосудов – пиальных и внутримозговых (радиальных) – содержат слой эндотелиальных клеток, 1–2 слоя гладкомышечных клеток (они регулируют просвет артерий) и соединительно-тканную наружную оболочку, в которой находятся пучки коллагеновых волокон. Эти волокна образуют сетевидный каркас. В крупных артериях здесь же располагаются так называемые струны, стабилизирующие конфигурации сосудов и ограничивающие возможность расширения их просвета. Кроме того, в наружной оболочке артерий имеются нервные проводники и клетки, содержащие в своей цитоплазме многочисленные плотные гранулы. В гранулах таких клеток (тканевые базофилы) содержатся биологически активные вещества (гистамин, гепарин, норадреналин, серотонин), способные оказывать влияние на проницаемость эндотелия и на сокращение гладких мышц. Артериолы, т.е. более мелкие артерии, имеют один сплошной слой гладкомышечных клеток, которые в прекапиллярных артериолах выполняют роль сфинктера, т.е. регулятора кровенаполнения капилляра.

Следует отметить, что гладкомышечные клетки в мозговых артериях расположены в виде пологой спирали. При таком расположении гладкомышечных клеток сокращение или расширение сосуда существенно не меняет толщину стенки, что имеет немаловажное значение для функционирования мозговых сосудов.

Пиальные (или поверхностные) артерии мозга проходят в каналах, образованных мягкой мозговой оболочкой. Они окружены свободно перемещающейся спинно-мозговой жидкостью, что создает благоприятные условия для изменения их диаметра, не оказывая при этом механического воздействия на ткань головного мозга.

И пиальные сосуды, и внутримозговые сосуды за счет наличия в них гладкомышечных клеток способны менять свой просвет при действии гуморальных факторов, а также при возбуждении парасимпатических и симпатических волокон и аксонов корковых нейронов.

Капиллярная сеть. Капилляр обеспечивают поступление к нейронам и нейроглии кислорода и питательных веществ, а также удаление углекислого газа и различных метаболитов. При этом капилляры мозга обеспечивают гематоэнцефалический барьер, т.е. избирательную проницаемость для одних веществ и полную непроходимость для других веществ.

Для мозга характерна высокая насыщенность капиллярами, особенно в сером веществе, где плотность капилляров выше, чем в белом веществе почти в 2–3 раза. Особенно много капилляров в паравентрикулярных ядрах гипоталамуса и в коре мозжечка.

Стенка мозговых капилляров (как и в других органах) образована одним слоем тонких длинноотростчатых эндотелиальных клеток и узким слоем базальной (основной) мембраны, состоящей из переплетений тончайших волоконец. Это свойство стенки капилляра и обеспечивает ***гематоэнцефалический барьер (ГЭБ).*** Доказательством наличия ГЭБ служат данные о том, что характер действия на организм некоторых веществ при их введении в кровь или ликвор может быть совершенно различен. Если в кровь вводится вещество, которое не проходит через гематоэнцефалический барьер, то реакция организма на его введение будет зависеть только от того, как на введенное вещество реагируют периферические органы. Если же это вещество вводится непосредственно в ликвор, реакция на его введение в первую очередь зависит от действия вещества на нервные центры. Так, внутривенное введение АТФ снижает системное артериальное давление (вследствие расширения артерий и артериол большого круга кровообращения), в то время как введение АТФ непосредственно в ликвор повышает артериальное давление в результате возбуждающего действия АТФ на сосудодвигательный центр продолговатого мозга.

Считается, что гематоэнцефалический барьер поддерживает относительное постоянство состава и свойств внутренней среды. ГЭБ предохраняет от попадания в мозг норадреналина, серотонина, адреналина и ряда

других веществ, которые постоянно циркулируют в крови. Такое вещество, как билирубин, даже при желтухе, когда его содержание в крови резко повышено, не проходит через ГЭБ и отсутствует в мозге. Не проходят гематоэнцефалический барьер и такие вещества, как соединения йода, соли азотной кислоты, соли салициловой кислоты, метиленовая синь, все коллоиды, иммунные тела, антибиотики (пенициллин и стрептомицин). Таким образом, гематоэнцефалический барьер защищает центральную нервную систему от попаданий чужеродных, не свойственных организму веществ, обеспечивая при этом поступление к нейрону лишь необходимых для нормального его функционирования веществ. В то же время, как показывают клинические наблюдения и данные содержимого ликвора, возможности ГЭБ имеют определенные пределы. Известно, например, что через этот барьер в мозг (и в ликвор) легко попадают алкоголь, хлороформ, стрихнин, морфин, столбнячный токсин. Этим объясняется быстрое действие на нервную систему указанных веществ при их поступлении в организм.

Защитная функция ГЭБ менее развита к моменту рождения и в раннем возрасте, формируясь в постнатальном периоде. Поэтому у ребенка при различных заболеваниях часто появляются судороги и значительно повышается температура тела, что указывает на легкое проникновение в цереброспинальную жидкость токсических веществ, у взрослого человека такие явления не наблюдаются.

Повысить проницаемость гематоэнцефалического барьера могут следующие факторы:

1. Нарушение анатомической структуры мозга.
2. Введение некоторых лекарственных препаратов (например, антибиотиков) вместе с гиалуронидазой или гистамином.
3. Для ускорения проникновения через ГЭБ антибиотиков можно использовать их аэрозольную ингаляцию, а не внутримышечные инъекции.
4. Длительная бессонница и голодание, усиленная мышечная работа (переутомление).
5. Низкая (34°С) или высокая температура тела (42–43°С).
6. Алкалоз (pH до 7,7) и ацидоз (pH до 6,6).
7. Введение гипер- и гипотонических растворов в кровь.
8. Наркоз (эфир, уретан, хлоралгидрат) нарушает проницаемость ГЭБ для сахара, поэтому после наркоза его много в цереброспинальной жидкости.

Венозный отток. Капилляры мозга переходят в радиальные внутримозговые вены, которые на поверхности мозга образуют пиальные вены. Кровь из них вливается в венозные синусы, образованные твердой мозговой оболочкой. В конечном итоге венозная кровь от мозга оттекает в яремные вены.

Венозное русло головного мозга имеет значительно большую емкость по сравнению с артериями, а также выраженную сеть анастомозов, позволяющих крови оттекать как в направлении глубоких, так и поверхностных сосудов. Имеются многочисленные пути оттока крови из черепа. Это дает

возможность быстро и равномерно выводить продукты обмена нейронов, создавая благоприятные условия для работы мозга.

Вены головного мозга имеют очень тонкую стенку. Она представлена эндотелием и базальной мембраной. Гладкомышечные клетки имеются лишь в некоторых глубоких внутримозговых венах или в местах впадения вен в венозные синусы головного мозга. Эндотелий вен обладает способностью к активному транспорту, в том числе к пиноцитозу. Однако с участием этого механизма эндотелиальные клетки вен способны перемещать в большом объеме только воду. Тем самым обеспечивается своевременная регуляция объема мозга.

Тема 4
ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Морфологические особенности организации вегетативной нервной системы (ВНС)

Вегетативная (или автономная) нервная система (ВНС) представляет собой совокупность нейронов (ядерных образований) головного и спинного мозга, нервных ганглиев и нервных сплетений, иннервирующих гладкую мускулатуру всех органов, сердце и железы и участвующих в регуляции деятельности внутренних органов (схема 1).

Первые сведения о структуре и функции автономной нервной системы относятся ко II веку нашей эры, когда Клавдий Гален, выдающийся философ, биолог, врач и анатом, назвал нервный ствол, расположенный вдоль позвоночного столба, «симпатическим», а также описал ход и распределение блуждающего нерва.

В 1801 году Франсуа Биша разделил жизненные процессы в организме на животные и органические (растительные), полагая, что животные процессы зависят от спинного мозга, подчинены соматической нервной системе, в то время как органические подчиняются симпатической системе.

В 1907 году И. Рейл для обозначения нервных структур, регулирующих внутренние отправления, ввел понятие «вегетативная нервная система» (ВНС). Основной этап в изучении ВНС связан с именем английского физиолога Дж. Ленгли, который в 1889 г. разработал и применил в практике никотиновый метод. В высоких концентрациях, как показал Дж. Ленгли, никотин блокирует передачу возбуждения в ВНС. Дж. Ленгли ввел в литературу такие понятия, как преганглионарные и постганглионарные волокна, и впервые дал достаточно полное описание морфологии ВНС. Он разделил всю ВНС на два основных отдела – парасимпатический и симпатический. Он предложил называть ВНС автономной нервной системой (АНС), которая способна самостоятельно осуществлять процессы регуляции деятельности внутренних органов.

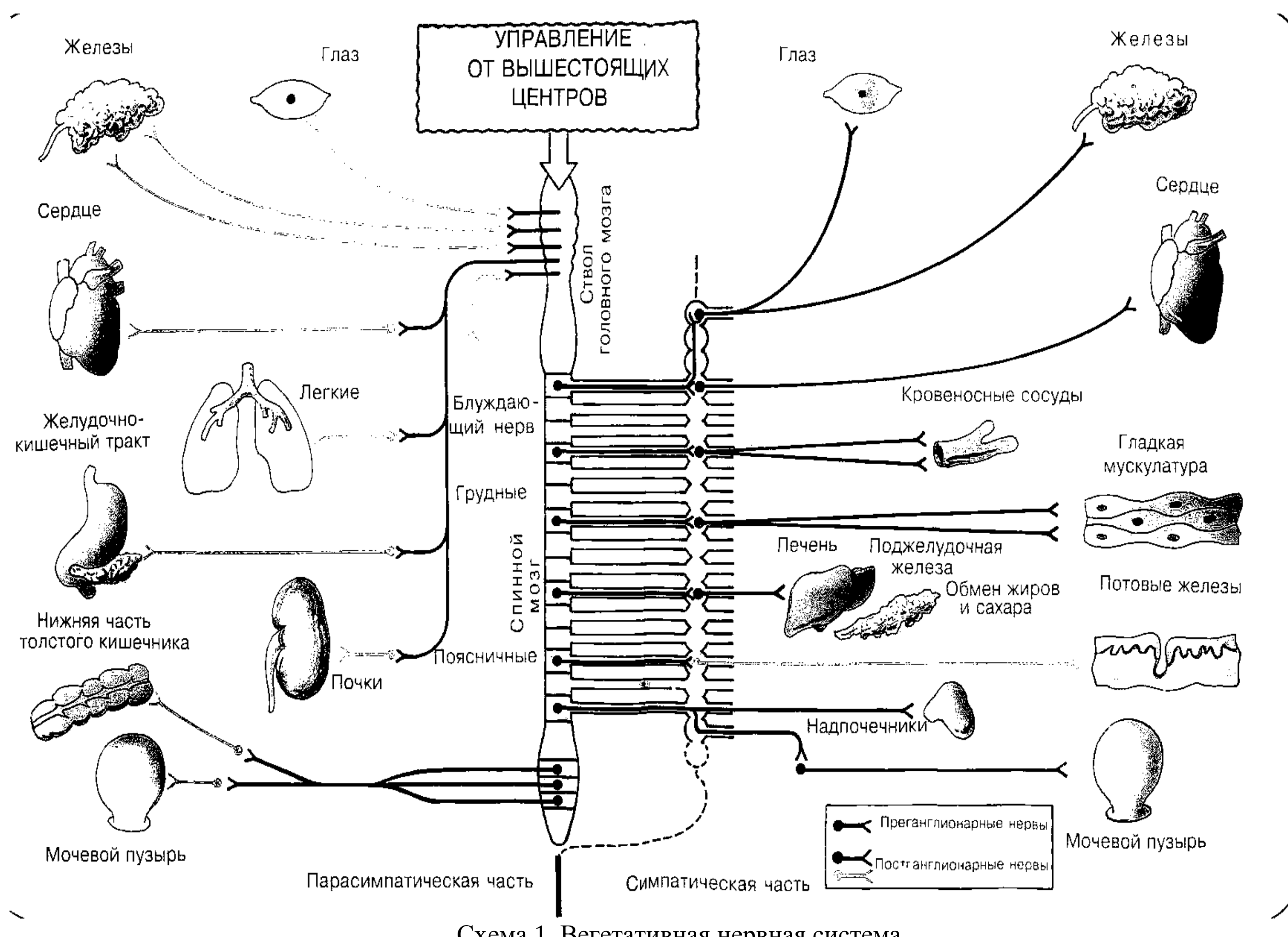


Схема 1. Вегетативная нервная система.

В настоящее время, согласно действующей Международной анатомической номенклатуре, термин «автономная нервная система» полностью заменяет все ранее существовавшие названия: «растительная», «висцеральная», «непроизвольная», а также термин «вегетативная нервная система», который традиционно широко используется в физиологии. При этом в ней выделяют два основных отдела – симпатический и парасимпатический. А.Д. Ноздрачев предложил выделять еще один отдел – метасимпатический.

Главная функция ВНС состоит в поддержании постоянства внутренней среды, при различных воздействиях на организм, что достигается путем согласованной регуляции деятельности всех сосудов, внутренних органов и систем в условиях покоя и при выполнении любого вида деятельности человека и животных в различных условиях среды обитания и в соответствии с текущими потребностями организма. При этом симпатический отдел ВНС способствует мобилизации деятельности жизненно важных органов, а также повышению энергообразования в соответствующих внутренних органах и в скелетных мышцах за счет активации гликогенолиза, глюконеогенеза, липолиза и других процессов, т.е. проявляет эрготропное действие. Кроме того, симпатическая система оказывает адаптационно-трофическое влияние, расширяя тем самым возможности адаптации к неблагоприятным условиям среды существования.

Парасимпатический отдел ВНС оказывает трофотропное действие, т.е. способствует восстановлению нарушенного во время активности организма гомеостаза, а также оптимальному функционированию деятельности желудочно-кишечного тракта. При этом деятельность обоих отделов ВНС учитывает интересы организма как единого целого.

Метасимпатическая нервная система оказывает регулирующее воздействие на деятельность отдельных сегментов или областей органа, воздействуя на его гладкомышечные структуры или железистый эпителий (пищеварительный тракт, мочеполовой тракт, дыхательные пути, репродуктивный тракт), а также на мышечные клетки сердца.

Классификация отдельных компонентов ВНС. В каждом отделе спинного и головного мозга, а также на периферии имеются скопления нейронов, которые относятся к вегетативной нервной системе. Вегетативная нервная система – это центральные (внутримозговые, или сегментарные) структуры, расположенные в стволе мозга и в спинном мозге, вегетативные узлы (или ганглии), и идущие от них к органу постганглионарные (послеузловые) волокна. К центральным структурам ВНС относят парасимпатические ядра III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов, парасимпатические нейроны спинного мозга, а также симпатические нейроны, находящиеся в боковых рогах спинного мозга. Имеются вегетативные центры регуляции висцеральных функций, которые контролируют деятельность собственно вегетативной нервной системы, т.е. координируют деятельность всех трех отделов вегетативной нервной системы. Эти центры расположены в:

•продолговатом мозге и в мосту (центры регуляции отдельных систем организма, например, дыхательный центр, сосудодвигательный центр, кардиоингибирующий центр);

•ретикулярной формации ствола (моноаминергическая система);

•гипоталамусе и других структурах лимбической системы (центры регуляции деятельности внутренних органов, сосудов и различных гомеостатических процессов);

• мозжечке, базальных ядрах и структурах новой коры полушарий головного мозга.

Все эти образования предложено называть надсегментарными структурами ВНС, или высшими вегетативными центрами, основной задачей которых является организация деятельности функциональных систем, ответственных за регуляцию психических, соматических и висцеральных функций.

Для упрощения представлений о многоэтажной иерархической конструкции ВНС все ее ядра или отдельные нейроны, имеющие отношение к регуляции деятельности сосудов и внутренних органов, условно делят на четыре этажа.

Первый, или базовый, этаж представлен внутриорганными, сплетениями парасимпатического и метасимпатического отделов вегетативной нервной системы. По А.Д. Ноздрачеву, это низшие вегетативные рефлекторные центрамы.

Второй этаж – это паравертебральные и превертебральные ганглии, на уровне которых также могут замыкаться вегетативные рефлексы метасимпатического отдела ВНС.

Третий уровень – это центральные структуры симпатической и парасимпатической системы (скопление преганглионарных нейронов в стволе мозга и спинном мозге).

Четвертый этаж – это высшие вегетативные центры, или надсегментарные, структуры, т.е. вегетативные нейроны ствола мозга, мозжечка, гипоталамуса и других компонентов лимбической системы, а также новой коры.

В вегетативной нервной системе выделяют симпатический и парасимпатический отделы. Эти отделы имеют центральную и периферические части. Центральные структуры расположены в среднем, продолговатом и спинном мозге; периферические представлены ганглиями и нервными волокнами. Многие внутренние органы получают как симпатическую, так и парасимпатическую иннервацию.

Строение симпатического отдела вегетативной нервной системы

Центральная часть симпатического отдела ВНС состоит из многочисленных мультиполярных нейронов, располагающихся в боковых рогах спинного мозга на протяжении от VIII шейного до II–III поясничного сегментов. Эти нейроны, которые часто называют преганглионарными (или спинно-мозговыми симпатическими нейронами), образуют симпатический,

или спинно-мозговой, центр Якобсона. Их аксоны, совокупность которых называется преганглионарными волокнами, выходят из спинного мозга в составе его передних корешков через межпозвоночные отверстия. Вскоре после выхода симпатические волокна, идущие в составе спинно-мозговых нервов, отделяются от двигательных (соматических) волокон и далее идут самостоятельно в виде белых соединительных ветвей и вступают в ганглии пограничного симпатического ствола (околопозвоночные или паравертебральные ганглии). Часть волокон образует здесь синаптические контакты с нейронами данного ганглия, а часть проходит данный ганглий транзитом и образует синаптические контакты либо с нейронами других ганглиев пограничного симпатического ствола, либо образует эти контакты с нейронами превертебральных (предпозвоночных) ганглиев. Эти ганглии лежат на большом расстоянии от ЦНС. Они входят в состав таких вегетативных сплетений, как чревное, верхнее и нижнее брыжеечные сплетения, брюшное аортальное сплетение, верхнее подчревное сплетение, нижнее подчревное (или тазовое) сплетение. Именно на эффекторных нейронах превертебральных ганглиев заканчиваются прошедшие, не прерываясь через узлы пограничного симпатического ствола, преганглионарные волокна. Аксоны нейронов превертебральных ганглиев достигают иннервируемых органов.

Периферическая часть симпатического отдела ВНС состоит из:

1) правого и левого симпатических (или пограничных) стволов;

2) нервов, отходящих от этих стволов;

3) сплетений (чревное, верхнее и нижнее брыжеечные сплетения, брюшное аортальное сплетение, верхнее подчревное сплетение, нижнее подчревное, или тазовое, сплетение), которые залегают вне или внутри органов и образованы нервами, идущими от пограничного ствола, а также превертебральными ганглиями.

Симпатические стволы образованы ганглиями, которые связаны между собой межганглионарными ветвями. Оба ствола лежат по соответствующим сторонам позвоночного столба от уровня основания черепа до вершины копчика. Ганглии симпатического ствола – это совокупность нейронов, имеющих различную величину и веретенообразную форму. Число ганглиев симпатического ствола, за исключением шейного отдела, соответствует числу спинно-мозговых нервов: симпатический ствол содержит 3 шейных, 10–12 грудных, 4–5 поясничных, 4 крестцовых и 1 непарный узел, который залегает на передней поверхности копчика, объединяя оба симпатических ствола.

От каждого ганглия (узла) симпатического ствола отходят два рода ветвей: 1) соединительные ветви; 2) ветви, идущие к вегетативным сплетениям.

Соединительные ветви ганглиев симпатического ствола бывают двух видов: белые и серые. Белые ветви представляют собой преганглионарные (предузловые) нервные волокна, связывающие спинной мозг с симпатическим стволом. Белый вид этих волокон объясняется наличием в их составе миелиновых нервных волокон, т.е. аксонов спинно-мозговых (преганглионарных)

нейронов. Часть этих аксонов контактирует с нейронами данного ганглия, а часть проходит транзитом к соседним ганглиям или к превертебральным ганглиям.

Так как боковые рога располагаются лишь в пределах от 8-го шейного до 2–3-го поясничных сегментов спинного мозга, то преганглионарные волокна для узлов, располагающихся выше (для области шеи) или ниже уровня указанных сегментов (для области нижних отделов поясничной и всей крестцовой области), следуют в межузловых ветвях симпатического ствола.

Серые соединительные ветви отходят от ганглиев симпатического ствола и вновь идут к спинно-мозговому нерву, в составе которого эти волокна без перерыва достигают регулируемых объектов – желез, гладких мышц или кардиомиоцитов. В составе серых ветвей идут постганглионарные (послеузловые) волокна. Отсутствие у них миелина придает этим волокнам розово-серую окраску.

Таким образом, белые соединительные волокна и межузловые волокна содержат преганглионарные волокна, а серые – постганглионарные.

Брюшные вегетативные сплетения образуются ветвями грудного и поясничного отделов симпатического ствола. Эти ветви представляют собой преганглионарные волокна, прошедшие транзитом через ганглии симпатического ствола. Эти волокна подходят к симпатическим узлам, которые лежат впереди позвоночника и вместе с блуждающим нервом, т.е. с волокнами парасимпатической системы, образуют следующие пять сплетений.

1. Чревное (или солнечное) сплетение – самое крупное, непарное вегетативное сплетение, которое связано с грудным аортальным и с верхним брыжеечным сплетениями. К чревному сплетению посылают свои ветви поясничные нервы – большой грудной внутренностный нерв, малый грудной внутренностный нерв, блуждающий нерв (правый и левый), поясничные узлы, грудное аортальное сплетение и диафрагмальный нерв. От чревного сплетения отходят множество ветвей, которые образуют вторичные, более мелкие сплетения, в том числе парные – надпочечниковое, почечное, яичниковое, мочеточниковое, диафрагмальные узлы, а также непарные – печеночное, селезеночное, желудочное и панкреатическое сплетения.

2. Верхнее брыжеечное сплетение также является крупным сплетением, в образовании которого принимают участие ветви чревного и брюшного аортального сплетения. Его ветви образуют более мелкие сплетения, в том числе кишечное.

3. Нижнее брыжеечное сплетение, ветви которого образуют верхнее прямокишечное сплетение; оно в свою очередь соединено со средним и нижним прямокишечными сплетениями.

4. Брюшное аортальное сплетение.

5. Верхнее подчревное сплетение, переходящее в нижние подчревные (или тазовые) сплетения (левое и правое).

Крестцовые внутренностные нервы вместе с блуждающим нервом и ветвями других сплетений образуют в полости малого таза ряд тазовых сплетений, в том числе нижнее подчревное (или тазовое) сплетение, которое лежит вокруг прямой кишки и около половых органов и мочевого пузыря. Ветви этого сплетения образуют более мелкие сплетения, в том числе среднее и нижнее прямокишечные, мочепузырное сплетения (от него идут верхний и нижний нервы мочевого пузыря), сплетение семявыносящего протока, предстательное сплетение, нервы пещеристых тел полового члена или клитора, маточно-влагалищное сплетение, ветвями которого являются мощные влагалищные нервы.

Строение парасимпатического отдела ВНС

Парасимпатический отдел автономной нервной системы имеет центральные и периферические образования. Как и в симпатической части, передача возбуждения к исполнительному органу осуществляется по двухнейронному пути. Вместе с тем парасимпатический отдел имеет ряд особенностей:

1) его центральные структуры расположены в трех различных, далеко отстоящих друг от друга участках мозга (средний мозг, продолговатый мозг и крестцовый отдел спинного мозга);

2) для него характерно наличие значительно более длинных преганглионарных и коротких постганглионарных волокон;

3) парасимпатические волокна иннервируют только определенные зоны тела, которые также снабжаются симпатической и метасимпатической иннервацией.

Центральная часть (головной отдел парасимпатической системы) представлена скоплением парасимпатических нейронов III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов. С учетом локализации этих нейронов головной отдел парасимпатической системы нередко подразделяется на среднемозговую часть (III) и ромбовидную часть, так как ядро VII пары находится в варолиевом мосту, а ядра IX и X пар – в продолговатом мозге.

Парасимпатическое добавочное ядро глазодвигательного нерва (III пары) залегает на дне водопровода среднего мозга на уровне верхних бугров четверохолмия. Оно регулирует активность сфинктера зрачка (т.е. мышцы, суживающей зрачок) и регулирует активность ресничной мышцы глаза, благодаря которой обеспечивается механизм аккомодации.

Парасимпатическое ядро промежуточного нерва (VII пары) называется верхним слюноотделительным ядром. Оно лежит в области моста. Оно регулирует деятельность подъязычной и многочисленных мелких слюнных желез слизистой оболочки дна полости рта. Часть нейронов этого слюноотделительного ядра промежуточного нерва (VII пары) регулирует деятельность соответственно слезных желез и многочисленных желез слизистой оболочки полости носа, твердого и мягкого неба.

Парасимпатическое ядро языкоглоточного нерва (IX пары), т.е. нижнее слюноотделительное ядро, расположенное в задней части продолговатого мозга, регулирует деятельность околоушной слюнной железы, а также желез слизистой оболочки щек, губ, зева и корня языка.

Парасимпатическое ядро блуждающего нерва (X пары), т.е. заднее ядро блуждающего нерва, находящееся в продолговатом мозге, предназначено для регуляции деятельности сердца, трахеи, бронхов, пищевода, желудка, печени и желчного пузыря.

Таким образом, парасимпатические ядра ствола мозга формируют основу центров слюноотделения, секреторной и моторной деятельности желудка, рвоты, слезотечения и сердечной деятельности.

Периферическая часть парасимпатического отдела представлена преганглионарными волокнами стволовых нейронов, проходящими в составе III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов, а также периферическими парасимпатическими ганглиями, среди которых выделяют два типа – внестенные (или экстрамуральные) и внутристенные (или интрамуральные).

Экстрамуральные ганглии расположены вблизи иннервируемых органов. К ним относят 5 крупных ганглиев головы, а также ряд узлов вегетативных сплетений грудной полости. Парасимпатические экстрамуральные узлы головы преимущественно состоят из клеток парасимпатической системы. Эти узлы располагаются по ходу ветвей тройничного нерва и связаны с ними соединительными ветвями. К этим узлам подходят три типа нервов – чувствительные, симпатические и парасимпатические. Первые два типа волокон проходят транзитом, при этом чувствительные волокна несут информацию к мозгу, а симпатические волокна (постганглионарные) – к иннервируемому органу. Волокна парасимпатических корешков заканчиваются на нейронах ганглиев. Аксоны этих нейронов, образуя постганглионарные волокна, достигают иннервируемого органа. Все три вида волокон (чувствительные, симпатические и парасимпатические) образуют периферические ветви этих ганглиев.

Интрамуральные парасимпатические ганглии головы – это многочисленные нервно-клеточные скопления, которые залегают в стенках внутренних органов. Аксоны нейронов, находящиеся в этих ганглиях, подобно аксонам нейронов экстрамуральных ганглиев, образуют парасимпатические постганглионарные волокна, которые непосредственно контактируют с регулируемым органом.

Центральная часть крестцового отдела парасимпатической системы представлена нейронами, залегающими в боковых рогах серого вещества спинного мозга в области I–III или II–IV крестцовых сегментов в виде парного парасимпатического ядра. Эти нейроны образуют центры мочеиспускания, дефекации, эрекции и частично центр эякуляции. Поражение этих центров ведет к выпадению названных функций.

Морфофункциональные особенности метасимпатической нервной системы

К этому отделу относятся интрамуральные системы всех полых висцеральных органов, обладающих собственной автоматической двигательной активностью: сердце, бронхи, мочевой пузырь, пищеварительный тракт, матка, желчный пузырь и желчные пути.

Внутриорганный отдел имеет все звенья рефлекторной дуги: афферентный, вставочный и эфферентный нейроны, которые полностью находятся в органе и нервных сплетениях внутренних органов. Этот отдел отличается более строгой автономностью, т.е. независимостью от ЦНС, так как не имеет прямых синаптических контактов с эфферентным звеном соматической рефлекторной дуги. Вставочные и эфферентные нейроны внутриорганной нервной системы имеют контакты с симпатическими и парасимпатическими нервами, а некоторые эфферентные нейроны могут быть общими с постганглионарными нейронами парасимпатической нервной системы. Все это обеспечивает надежность в деятельности органов. Внутриорганный отдел характеризуется наличием собственных сенсорного и медиаторного звеньев. Преганглионарные волокна выделяют ацетилхолин и норадреналин, постганглионарные – АТФ и аденозин, ацетилхолин, норадреналин, серотонин, дофамин, адреналин, гистамин и т.д. Главная роль принадлежит АТФ и аденозину.

В сфере управления этого отдела находятся гладкие мышцы, всасывающий и секретирующий эпителий, локальный кровоток, местные эндокринные и иммунные механизмы. Если с помощью ганглио-блокаторов выключить внутриорганную иннервацию, то орган теряет способность к осуществлению координированной ритмической моторной функции. Основная функциональная роль внутриорганного отдела – это осуществление механизмов, обеспечивающих относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций.

Отличия вегетативной нервной системы от соматической нервной системы

ВНС отличается от соматической нервной системы, т.е. от двигательных систем мозга, по ряду признаков.

1. *Расположение компонентов рефлекторной дуги.* Рефлекторная дуга как соматического, так и вегетативного рефлекса состоит из трех звеньев: афферентного (сенсорного, чувствительного), вставочного (ассоциативного) и эффекторного (исполнительного). Афферентное звено может быть общим для соматической и вегетативной рефлекторных дуг. Однако в вегетативной нервной системе эффекторный нейрон располагается за пределами спинного или головного мозга и находится в ганглиях. Ганглии могут располагаться около позвоночника (паравертебральные), в нервных сплетениях вблизи внутренних органов (превертебральные) или в стенках

внутренних органов (интрамуральные). В соматической нервной системе эффекторные нейроны находятся в ЦНС (серое вещество спинного мозга).

2. *Выход нервных волокон из мозга.* Соматические нервные волокна покидают спинной мозг сегментарно и перекрывают иннервацией не менее трех смежных сегментов. Волокна ВНС выходят из трех участков – из ствола мозга, а также из грудопоясничного и крестцового отделов спинного мозга. Они иннервируют все органы и ткани без исключения. При этом большинство висцеральных систем имеет тройную иннервацию – симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую.

3. *Эффект перерезки передних корешков спинного мозга*. У экспериментальных животных подобная процедура сопровождается полным перерождением всех соматических эфферентных волокон, но не влияет на периферическую часть ВНС. Это связано с тем, что находящийся на периферии эфферентный нейрон ВНС получает дополнительную импульсацию от нейронов метасимпатической нервной системы.

4. *Особенности нервных волокон ВНС.* Основная часть преганглионарных волокон ВНС – это безмякотные или тонкие мякотные волокна с диаметром не более 5 мкм, т.е. являются волокнами типа В, а постганглионарные волокна еще тоньше и лишены миелиновой оболочки (волокна типа С). Эфферентные же волокна соматической нервной системы относятся к волокнам типа А – они представляют собой толстые, мякотные волокна большого (12–14 мкм) диаметра. Отсюда и различная скорость проведения нервных импульсов. Если в вегетативных нервах возбуждение распространяется со скоростью от 1–3 до 18–20 м/с, то в соматических нервах – 70–120 м/с.

5. *Потенциал действия*. Вегетативные нервные волокна менее возбудимы, чем соматические, и обладают более длительным рефрактерным периодом, большей хронаксией и меньшей лабильностью. Поэтому для их возбуждения необходимо более сильное раздражение, чем для соматических волокон. Аксоны соматических нейронов длинные, на своем протяжении не прерываются. Вегетативные нервные волокна прерываются в ганглиях.

Центры регуляции вегетативных функций

Центры регуляции вегетативных функций разделяются на спинальные, стволовые (бульбарные, мезэнцефалические), гипоталамические, мозжечковые, центры ретикулярной формации, лимбической системы, корковые. В основе их взаимодействия лежит принцип иерархии. Каждый более высокий уровень регуляции обеспечивает и более высокую степень интеграции вегетативных функций.

Спинальные центры. На уровне спинного мозга происходит регуляция просвета зрачка, величины глазной щели, сосудистого тонуса, потоотделения. Стимуляция этих центров приводит к усилению и учащению сердечной

деятельности, расширению бронхов. Здесь расположены также центры дефекации, мочеиспускания, половых рефлексов (эрекции и эякуляции).

Стволовые центры. Эти центры находятся в продолговатом мозге, мосту, среднем мозге.

За счет ядер блуждающих нервов происходит торможение деятельности сердца, возбуждение слезоотделения, усиление секреции слюнных, желудочных желез, поджелудочной железы, желчевыделения, усиление сокращений желудка и тонкой кишки.

Сосудодвигательный центр отвечает за рефлекторное сужение и расширение сосудов и регуляцию кровяного давления.

Дыхательный центр регулирует смену вдоха и выдоха.

В продолговатом мозге находятся центры, с помощью которых осуществляются такие сложные рефлексы, как сосание, жевание, глотание, чихание, кашель, рвота.

В передних буграх четверохолмия в среднем мозге располагаются центры, регулирующие зрачковый рефлекс и аккомодацию глаза.

Гипоталамические центры. Гипоталамус является главным подкорковым центром интеграции висцеральных процессов, что обеспечивается вегетативными, соматическими и эндокринными механизмами.

Стимуляция *ядер задней группы гипоталамуса* сопровождается реакциями, аналогичными раздражению симпатической нервной системы: расширение зрачков и глазных щелей, учащение сердечных сокращений, сужение сосудов и повышение АД, торможение моторной активности желудка и кишечника, увеличение содержания в крови адреналина и норадреналина, концентрации глюкозы. Задняя область гипоталамуса отвечает за регуляцию теплопродукции и оказывает тормозящее влияние на половое развитие.

Стимуляция *передних ядер гипоталамуса* приводит к эффектам, подобным раздражению парасимпатической нервной системы: сужение зрачков и глазных щелей, замедление частоты сердечных сокращений, снижение артериального давления, усиление моторной активности желудка и кишечника, увеличение секреции желудочных желез, стимуляция секреции инсулина и снижение уровня глюкозы в крови. Передние ядра регулируют теплоотдачу и оказывают стимулирующее влияние на половое развитие.

Средняя группа ядер гипоталамуса обеспечивает регуляцию метаболизма и водного баланса. Вентромедиальные ядра отвечают за насыщение, латеральные ядра – за голод (центры голода и насыщения). Паравентрикулярное ядро – центр жажды.

Гипоталамус отвечает за эмоциональное поведение, формирование половых и агрессивно-оборонительных реакций.

С помощью нейротропных средств можно избирательно воздействовать на гипоталамические структуры и регулировать состояние голода, жажды, аппетита, страха, половые реакции.

Центры лимбической системы. Эти центры отвечают за формирование вегетативного компонента эмоциональных реакций, пищевое, сексуальное, оборонительное поведение, регуляцию систем, обеспечивающих сон и бодрствование, внимание.

Мозжечковые центры. Благодаря наличию активирующего и тормозного механизмов мозжечок может оказывать стабилизирующее влияние на деятельность висцеральных органов посредством корригирования висцеральных рефлексов.

Центры ретикулярной формации. Ретикулярная формация осуществляет тонизирование и повышение активности других вегетативных нервных центров.

Центры коры больших полушарий. Кора больших полушарий осуществляет высший интегративный контроль вегетативных функций посредством нисходящих тормозных и активирующих влияний на ретикулярную формацию и другие подкорковые вегетативные центры. Координирует вегетативные и соматические функции в системе поведенческого акта.

Тема 5
ПРИНЦИПЫ РАБОТЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Процесс управления в живых системах

Управление – это один из важнейших процессов в живом организме. Управление представляет собой совокупность действий, производимых над органом или системой (над органами или системами), которые направлены на достижение определенной цели или положительного для организма результата.

Управление в живых системах может осуществляться за счет: а) регуляции, б) инициации, в) координации.

Регуляция – это управление деятельностью органа (системы), который работает в автономном режиме, т.е. обладает свойством автоматии. Например, сердце обладает свойством автоматии, поэтому управление деятельностью сердца может происходить путем усиления или торможения этой деятельности. Из этого примера видно, что регуляция может проявляться в двух вариантах: 1) уменьшение (ослабление, торможение, ингибирование, угнетение) деятельности органа или 2) увеличение (усиление, активация, стимуляция) деятельности органа.

Инициация – это процесс управления, при котором происходит запуск деятельности органа, не обладающего свойством автоматии. Например, инициируется деятельность скелетных мышц, в результате которой совершаются

перемещения тела в пространстве, перемещение отдельных частей тела, формируется рабочая поза.

Координация – это вид управления, при котором согласуется деятельность нескольких органов или систем одновременно и такое управление также направлено на получение положительного (полезного для организма) результата. Функциональные системы (в понимании П.К. Анохина) – это яркий пример координации. Так, благодаря координации деятельности сердца, сосудов и других органов и систем организма артериальное давление в начале большого круга кровообращения поддерживается в условиях покоя на постоянном уровне, в том числе систолическое давление – в пределах 110–120 мм рт. ст., а диастолическое – в пределах 70–80 мм рт. ст.

В организме существует ряд структур, которые участвуют в процессах управления, в том числе:

1) клетки, продуцирующие биологически активные вещества и гормоны;

2) центральная нервная система;

3) структуры, находящиеся в органах и системах, деятельность которых подвергается управлению (периферические рефлекторные дуги, гладкие мышцы, ионные каналы).

Виды управления (регуляции) деятельностью органов

Управление осуществляется с участием трех основных механизмов – местных, гуморальных и нервных.

1. *Местные механизмы управления (регуляции)* осуществляются в трех вариантах. *Первый вариант* – за счет наличия местных рефлекторных дуг (прообраз ЦНС). Так, например, в сердце имеются внутрисердечные рефлекторные дуги. В составе этих дуг содержится весь набор нейронов, характерных для классической рефлекторной дуги (афферентные, вставочные и эфферентные). В связи с этим совокупность внутриорганных рефлекторных дуг А.Д. Ноздрачев предложил выделить в метасимпатический отдел вегетативной нервной системы.

Второй вариант местных механизмов управления (регуляции) реализуется с участием гуморальных факторов (метаболитов), образующихся непосредственно в самом органе, деятельность которого подвергается управлению. Например, при интенсивной работе скелетных мышц в них могут накапливаться метаболиты, которые меняют чувствительность гладких мышц сосудов к норадреналину – медиатору симпатических волокон.

Третий вариант местных механизмов управления (регуляции) осуществляется за счет использования физических, физико-химических, биохимических и физиологических свойств объекта регулирования. Например, в мышцах имеется система регуляторных белков (тропонин и тропомиозин), которая позволяет регулировать состояние актина и миозина (сокращение–расслабление).

2. *Гуморальные механизмы управления (регуляции)* проявляются в том, что управление деятельностью органа или системы происходит с участием гормонов и биологически активных веществ (БАВ), которые продуцируются вдали от управляемого органа. Выделяясь в общий кровоток, эти гуморальные факторы достигают все органы, но оказывают свое влияние на деятельность только тех из них, которые имеют специфические клеточные рецепторы для восприятия конкретного гуморального фактора.

3. *Нервные механизмы управления (регуляции)* – это наиболее совершенная форма управления деятельностью органов и систем, которая реализуется с участием ЦНС. Ее основу составляют нейроны, которые посылают к управляемым органам нервные импульсы, или потенциалы действия. Этот процесс осуществляется быстро и строго по адресу, что позволяет нервным механизмам управления (регуляции) занимать главенствующее место среди всех способов управления. При этом в процессе эволюции нервной системы происходила дифференцировка нейронных объединений в процессах управления. Те нейроны, которые управляют деятельностью внутренних органов, составляют вегетативную нервную систему. Нейроны, предназначенные для управления деятельностью скелетных мышц, а также для обработки сенсорной информации (от органов чувств), получили название соматической нервной системы. В этой системе отдельно выделяют двигательные системы, предназначенные для управления скелетными мышцами, и сенсорные, благодаря которым организм получает необходимую информацию для процессов управления. Часть нейронов ЦНС предназначена для решения собственно управленческих задач, тем самым координирует деятельность всех нейронных образований ЦНС.

В целом, управление деятельностью внутренних органов и скелетными мышцами осуществляется по принципам, которые наиболее полно были сформулированы в рамках кибернетики. В свою очередь, эти принципы управления отражают характер рефлекторной деятельности ЦНС. Именно рефлекс как функциональная единица ЦНС составляет физиологическую сущность управления деятельностью внутренних органов и скелетных мышц.

Кибернетика – это наука об общих принципах управления в машинах, живых системах и обществе. Биологическая (физиологическая и медицинская) кибернетика изучает процессы управления в организме.

Кибернетическая система – это такая система, в которой имеется как минимум три компонента: 1) управляющее устройство, 2) объект управления и 3) канал прямой связи, по которому к объекту управления идет управляющее воздействие. Результатом деятельности объекта управления является определенный параметр или группа параметров. Сущность процесса управления сводится к получению необходимого результата действия, т.е. необходимой величины параметра. Помимо самой простой системы, в кибернетике рассматривают и более сложные системы, которые имеют в своем составе ряд других компонентов, например, канал обратной

связи, измерительное устройство, предназначенное для оценки результата действия или для измерения возмущающего сигнала, действующего на объект управления.

В кибернетике выделяют три основных принципа управления: 1) управление по рассогласованию, или по ошибке, 2) управление по возмущению и 3) управление по прогнозированию. В организме имеет место реализация всех трех этих принципов, а также их комбинаций. Одна из задач физиологии состоит в том, чтобы выделить все компоненты системы управления и оценить принцип управления в изучаемой системе.

Теория функциональных систем П.К. Анохина как одно из фундаментальных направлений в физиологии ЦНС

Еще в 1930-е годы ученик И.П. Павлова Петр Кузьмич Анохин поставил вопрос: каким образом организм как совокупность отдельных органов и систем выполняет свои задачи, каким образом он достигает положительных для организма результатов? П.К. Анохин предложил собственную концепцию для объяснения проблем управления в живых системах. Она получила название *теории функциональных систем*. В последующие годы теория была развита и в настоящее время, по мнению ряда физиологов, является ведущей теорией, объясняющей принципы нервной регуляции деятельности внутренних органов и систем, деятельности скелетных мышц.

Теория функциональных систем предполагает, что в организме имеется управляющее устройство (по терминологии П.К. Анохина, «центральная архитектура»), которое управляет многими органами или системами, входящими в данную функциональную систему и работающими ради получения определенного конкретного результата действия, а точнее – положительного приспособительного результата. То есть функциональные системы создаются ради получения положительного результата. Отсюда, по П.К. Анохину, результат действия – это системообразующий фактор, т.е. именно результат организует систему. С точки зрения теории функциональных систем предполагают четыре варианта результатов:

1) показатели внутренней среды организма, которые определяют нормальный метаболизм тканей (например, pH, pCO_2, pO_2, величина артериального давления и т.п.);

2) результаты поведенческой деятельности, удовлетворяющие основные биологические потребности организма, в том числе потребность в пище, воде, в продолжении рода;

3) результаты стадной деятельности животных, удовлетворяющие потребности сообществ;

4) результаты социальной деятельности человека, удовлетворяющие его социальные потребности.

По мнению П.К. Анохина, любая функциональная система (ФС) состоит из 5 основных компонентов (он называет, в целом, общее представ-

ление о структуре ФС как операционной архитектонике ФС): 1) полезный приспособительный результат (ведущее звено ФС); 2) рецептор результата (в рамках кибернетики – это измерительное устройство); 3) обратная афферентация, т.е. информация, идущая от рецептора в центр (в кибернетике – это канал обратной связи); 4) центральная архитектура (нервные центры, а в кибернетике – это управляющее устройство); 5) исполнительные компоненты (в кибернетике – это объект управления).

Таким образом, данное представление очень близко к понятиям кибернетики. Но имеются и отличия. Главное из них состоит в том, что, по П.К. Анохину, ФС – это динамические образования: если результат получен, то система может быть ликвидирована. Второе отличие теории П.К. Анохина заключается в том, что им были подробно рассмотрены возможные структура и характер функционирования управляющего устройства, или, по П.К. Анохину, центральной архитектуры. По его мнению, центральная архитектура включает в себя ряд логических блоков, решающих вполне определенную задачу, и в итоге вся ФС получает искомый полезный результат.

По П.К. Анохину, центральная архитектура имеет следующую последовательность блоков:

1. *Блок афферентного синтеза,* который на основе имеющегося опыта (памяти) и с учетом текущих потребностей (мотиваций) «просеивает» всю поступающую в мозг информацию и отбирает из нее наиболее нужную для организма в данный момент времени.

2. *Блок принятия решения* – в этом блоке на основе поступившей (отобранной) информации и жизненного опыта (памяти) и с учетом имеющихся потребностей принимается решение о выполнении конкретного действия ради получения определенного полезного результата. Копия этого решения передается в блок акцептора результата действия, а основная информация о принятом решении поступает в блок эфферентного синтеза.

3. *Блок эфферентного синтеза* содержит набор стандартных программ, отработанных на основе видового и индивидуального опыта, для получения положительного результата. Задача блока заключается в выборе наиболее адекватной, наиболее оптимальной для данного времени программы действия с целью получения положительного результата, т.е. для достижения поставленной цели.

4. *Блок акцептора результата действия* хранит копию принятого решения. В нем же происходит сравнение информации о конкретном, реальном результате действия с информацией о планируемом результате. Информация в блок акцептора результата действия поступает от двух источников – от блока принятия решения и от блока оценки результата действия. Если имеется достаточное соответствие между планируемым результатом и достигнутым, то это дает основание для прекращения деятельности данной функциональной системы, т.е. для ее ликвидации.

5. *Блок оценки результатов действия* играет важную роль – с участием различных сенсорных систем этот блок получает информацию о до-

стигнутом результате деятельности системы на определенном отрезке времени и по каналу обратной связи доставляет ее в блок акцептора результата действия, а также в блок афферентного синтеза. Эта информация в рамках теории ФС получила название «обратной афферентации».

Согласно представлениям П.К. Анохина, часть функциональных систем, деятельность которых направлена на поддержание гомеостатических параметров организма, функционирует постоянно в течение всей жизни. Часть функциональных систем создается для выполнения сиюминутных задач, т.е. на короткое время, часть систем создается для выполнения задач, требующих годы, и т.д. Вопросы о причинах формирования и разрушения функциональных систем П.К. Анохин отразил в таком понятии, как системогенез.

Системогенез – это процесс образования новой функциональной системы. Согласно П.К. Анохину, функциональные системы возникают всякий раз в зависимости от необходимости выполнения какой-то определенной задачи. Под системогенезом понимается исторический аспект появления целого ряда функциональных систем организма, т.е. в онтогенетическом аспекте. П.К. Анохин выделил два основных периода системогенеза: антенатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Он полагал, что в антенатальном периоде созревают и оформляются (с физиологической точки зрения) те системы, которые необходимы для развития плода, без которых невозможны жизнь плода и его существование сразу же после рождения. Так, в период внутриутробного развития у плода развиваются системы, участвующие в поддержании постоянства газового состава, системы, участвующие в регуляции мышечного тонуса. Известно, что у плодов сравнительно рано развивается вестибулярный аппарат, в связи с чем относительно рано формируются вестибулоспинальные пути, управляющие тонусом мышц. В результате этого формируется наиболее оптимальный вариант расположения тела и конечностей плода в полости матки (повышенный тонус сгибателей, головное предлежание). Для родового акта также сформированы системы, способствующие рациональному продвижению плода по родовым путям. К моменту рождения у плода должны созреть органы дыхания и в целом вся функциональная система, участвующая в поддержании постоянства газового состава среды. Вот почему при физиологическом развитии плода сразу же после срочных родов новорожденный самостоятельно совершает первый вдох, после чего начинается ритмичное дыхание, обеспечивающее оптимальное развитие ребенка на постнатальных этапах онтогенеза. Кроме того, также внутриутробно созревают функциональные системы, обеспечивающие в постнатальном периоде лактотрофное питание и другие важные функции организма. На последующих этапах постнатального онтогенеза происходит становление («дозревание») других функциональных систем. В этом представлении отражено еще одно важное положение, разработанное П.К. Анохиным, – принцип системной гетерохронии, т.е. разное по времени созревание функциональных систем.

Тема 6
НЕЙРОН – ОСНОВНАЯ СТРУКТУРНАЯ ЕДИНИЦА ЦНС

Морфологические особенности нейрона

Центральная нервная система координирует деятельность всех органов и систем, обеспечивает эффективное приспособление организма к изменениям окружающей среды, формирует целенаправленное поведение. Она представлена спинным, продолговатым, средним, промежуточным мозгом, варолиевым мостом, мозжечком, базальными ганглиями и корой полушарий головного мозга. Каждая из этих структур имеет морфологическую и функциональную специфику. Но у всех структур, наряду с этим, есть ряд общих свойств и функций, к которым относятся: нейронное строение; электрическая или химическая синаптическая связь между нейронами; образование локальных сетей из нейронов, реализующих специфическую функцию; множественность прямых и обратных связей между структурами; способность нейронов всех структур к восприятию, обработке, хранению и передаче информации; преобладание числа входов для ввода информации над числом выходов для вывода информации; способность к параллельной обработке разной информации; способность к саморегуляции; функционирование на основе рефлекторного доминантного принципа.

Структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон – специализированная клетка, способная принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию, реагировать на раздражения, устанавливать контакты с другими нейронами и клетками органов. Уникальными особенностями нейронов являются способность генерировать электрические разряды и наличие специализированных окончаний – синапсов, служащих для передачи информации.

Нейрон (нервная клетка, нейроцит) состоит из клеточного тела (перикариона, сомы), отростков, обеспечивающих проведение нервных импульсов, – дендритов, приносящих импульсы к телу нейрона, и аксона (нейрита), несущего импульсы от тела нейрона. Функционально в нейроне выделяют три части – воспринимающую, интегративную и передающую. К воспринимающей части относятся дендриты и перикарион, к интегративной – перикарион (сома) и аксонный холмик, а к передающей – аксонный холмик и аксон (рис. 10).

Общее число нейронов в нервной системе человека превышает 100 млрд (10^{11}). При этом на одном нейроне может быть до 10 000 синапсов, т.е. входов. К рождению нейроны утрачивают способность к делению, поэтому в течение постнатальной жизни их количество не увеличивается, а, напротив, в силу естественной убыли клеток, постепенно снижается.

Гибель нейронов в физиологических условиях у взрослого человека сравнительно невелика и осуществляется механизмом апоптоза. Избыточной потере нейронов препятствует их относительно высокая устойчивость к развитию апоптоза. Гибель нейронов значительно ускоряется в старости, приводя к потере 20–40% клеток в некоторых участках головного мозга. Вместе с тем гибель нейронов при дегенеративных заболеваниях нервной системы (болезнях Альцгеймера, Гентингтона, Крейцфельда–Якоба, паркинсонизме, боковом амиотрофическом склерозе и др.) осуществляется вследствие ненормально высокой активности апоптоза, что приводит к резкому снижению их содержания в определенных участках ЦНС. Развитие неврологических нарушений, которые выявляются у 90% больных СПИДом, связано с потерей 40–50% нейронов в коре головного мозга, которые также погибают путем апоптоза.

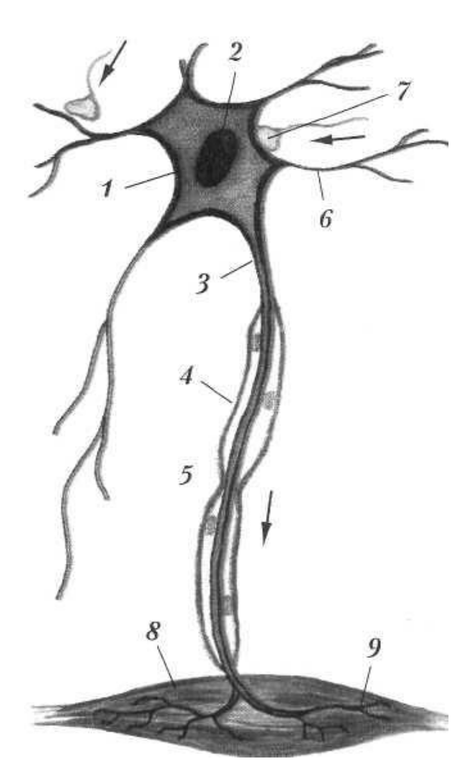


Рис. 10. Нейрон: 1 – тело, 2 – ядро, 3 – аксон, 4 – миелиновая оболочка, 5 – перехват Ранвье, 6 – дендрит, 7 – синапс, 8 – поперечно-полосатое мышечное волокно, 9 – окончание мононейрона.

Общая морфологическая характеристика тела нейрона. Собственно нервные клетки, или нейроциты, без их отростков – это клетки различной формы и размеров. Длина отростков нервных клеток варьирует от десятых долей миллиметра до 1,5 м.

Перикарион, или сома нейрона, имеет клеточную мембрану и содержит ядро, рибосомы, лизосомы, вещество Нисcля, аппарат Гольджи, митохондрии, микротрубочки и другие внутриклеточные органеллы.

Плазмолемма нейрона окружает цитоплазму нейрона. Благодаря ей (плазмолемме) все нейроны имеют мембранный потенциал, кратковременное изменение которого представляет собой потенциал действия, получивший название нервного импульса. Мембрана нейрона содержит набор ионных каналов (натриевых, калиевых, хлорных, кальциевых), ионных насосов (Na/K-насос, Cl-насос, Ca-насос) и набор многочисленных белков-рецепторов, способных улавливать в области синапса наличие различных медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, адреналина, дофамина, серотонина, АТФ, ГАМК, глицина, пептидов и других веществ).

Ядро расположено в центре клетки, оно крупное, сферической формы, с одним, иногда 2–3 крупными ядрышками. Ядро нейрона окружено двухслойной мембраной, через поры которой происходит обмен между нуклеоплазмой и цитоплазмой. Ядро содержит генетический материал, который

обеспечивает дифференцировку и конечную форму клетки. Ядро регулирует синтез белка нейрона в течение всей его жизни. Ядрышко содержит большое количество РНК. Около ядрышка в нейронах у лиц женского пола часто выявляется тельце Барра – крупная глыбка хроматина, содержащая конденсированную X-хромосому. Она особенно заметна в клетках коры полушарий большого мозга и симпатических нервных узлов.

Обмен веществ в нейроне. Необходимые питательные вещества и соли доставляются в нервную клетку в виде водных растворов. Продукты метаболизма также удаляются из нейрона в виде водных растворов.

Белки нейронов служат для пластических и информационных целей. В ядре нейрона содержится ДНК, в цитоплазме преобладает РНК. РНК сосредоточена преимущественно в базофильном веществе (тельца Ниссля). Интенсивность обмена белков в ядре выше, чем в цитоплазме. Скорость обновления белков в филогенетически более новых структурах нервной системы выше, чем в более старых. Наибольшая скорость обмена белков – в сером веществе коры большого мозга, меньшая – в мозжечке, наименьшая – в спинном мозге.

Липиды нейронов служат энергетическим и пластическим материалом, обеспечивают высокое электрическое сопротивление миелиновой оболочки. Обмен липидов в нервной клетке происходит медленно. Возбуждение нейрона приводит к уменьшению количества липидов. Обычно после длительной умственной работы, при утомлении количество фосфолипидов в клетке уменьшается.

Углеводы являются основным источником ресинтеза АТФ, т.е. основным источником энергии нейронов. Глюкоза, поступая в нервную клетку, превращается в гликоген. При необходимости гликоген под влиянием ферментов гликогенолиза, находящихся в нейроне, вновь превращается в глюкозу. Вследствие того, что запасы гликогена при работе нейрона не обеспечивают полностью его энергетические траты, источником энергии для нервной клетки служит глюкоза крови.

Глюкоза расщепляется в нейроне преимущественно аэробным путем, чем и объясняется высокая чувствительность нервных клеток к недостатку кислорода. Увеличение в крови адреналина, а также активная деятельность организма приводят к увеличению потребления углеводов. При наркозе потребление углеводов снижается.

Неорганические вещества в нейроне представлены катионами K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, а также анионами $C1^-$ и HCO_3^-. Кроме того, в нейроне имеются различные микроэлементы (например, медь и марганец), которые участвуют в регуляции активности ферментов. Количество микроэлементов в нейроне зависит от его функционального состояния. Так, при рефлекторном или кофеиновом возбуждении содержание меди и марганца в нейроне резко снижается.

Обмен энергии в нейроне в состоянии покоя и возбуждения различен. Об этом свидетельствует значение дыхательного коэффициента нейронов. При возбуждении нейрона потребление кислорода в нем возрастает в 2 раза. После возбуждения количество нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов иногда уменьшается в 5 раз.

Морфологические особенности дендритов. Отростки, по которым к телу нервной клетки поступает возбуждение от рецепторов, называются дендритами. Они дихотомически ветвятся, при этом их ветви расходятся под острыми углами, так что имеется несколько порядков ветвления. У типичного двигательного нейрона спинного мозга обычно насчитывается от 5 до 15 крупных дендритов, у отдельных нейронов их может быть до 1500. Установлено, что примерно 80–90% поверхности нейрона приходится на долю дендритов, поэтому для приема импульсов потенциально доступна значительная часть поверхности клетки. Необходимость такого ветвления обусловлена тем, что нейрон как информационная структура должен иметь большое количество входов. У нейрона может быть до 1500 входов информации и один выход.

Дендриты проводят импульсы к телу нейрона, получая сигналы от других нейронов через многочисленные межнейронные контакты (аксодендритические синапсы), расположенные на них в области цитоплазматических выпячиваний – дендритных шипиков. Шипики представляют собой лабильные структуры, которые разрушаются и образуются вновь; их число резко падает при старении, а также при снижении функциональной активности нейронов. Если данный шипик (или группа шипиков) длительное время перестает получать информацию, то эти шипики исчезают.

Чем сложнее в эволюционном отношении функция нервной системы, тем больше шипиков на дендритах нейронов. Больше всего шипиков содержится на пирамидных нейронах двигательной зоны коры большого мозга – здесь на каждом нейроне их число достигает нескольких тысяч. Шипики занимают до 43% поверхности мембраны сомы и дендритов, за их счет значительно возрастает воспринимающая поверхность нейрона.

Аксон (нейрит) – это центральный, или осевой, отросток нейрона, по которому нервный импульс направляется к другой нервной клетке или к рабочему органу. Аксон всегда один. Место выхода аксона из тела нейрона называется аксонным холмиком, или начальным сегментом. Именно в этом участке происходит возбуждение нейрона, т.е. генерация потенциалов действия, так как именно эта часть нейрона обладает наибольшей возбудимостью.

Длина аксона у человека варьирует от 1 мм до 1,5 м. Чем больше диаметр аксона, тем выше скорость распространения возбуждения по нему.

Аксоны всех афферентных и эфферентных нейронов, проходя в белом веществе спинного и головного мозга, миелинизированы с участием клеток нейроглии. Однако проксимальный (начальный) участок аксона, лежащий в сером веществе, лишен миелина, но покрыт цитоплазматическими отростками олигодендроцитов и астроцитов. Именно поэтому начальная часть аксона несколько тоньше, чем дистальная часть, покрытая миелином.

Плазматическая мембрана миелинизированного аксона (аксолемма) лежит непосредственно под миелиновой оболочкой, окружающей аксон.

Аксон, заключенный в глиальную оболочку, называется нервным волокном. Совокупность нервных волокон образует нервные пучки, которые, в свою очередь, формируют нервный ствол, или нерв. Дендрит, одетый в глиальную оболочку, также называется нервным волокном.

Все аксоны покрыты глиальной оболочкой, однако эта оболочка устроена по-разному: в одних случаях она содержит миелин, а в других – нет. В связи с этим все нервные волокна подразделяются на два вида – миелиновые (миелинизированные, или мякотные, волокна) и безмиелиновые (немиелинизированные, либо безмякотные, волокна). Оба вида нервных волокон состоят из центрально лежащего отростка нейрона – аксона. В составе нервного волокна он получает название осевого цилиндра. Цилиндр окружен оболочкой, которая образована совокупностью клеток олигодендроглии. В периферической нервной системе эти клетки называются леммоцитами, или шванновскими клетками.

Безмиелиновые нервные волокна у взрослого располагаются преимущественно в составе вегетативной нервной системы и характеризуются сравнительно низкой скоростью проведения нервных импульсов (0,5–2 м/с).

Миелиновые нервные волокна – это большая часть всех нервных волокон. Они встречаются в ЦНС и периферической нервной системе и характеризуются высокой скоростью проведения нервных импульсов (5–120 м/с). Совокупность миелиновых волокон образует белое вещество ЦНС. Миелиновые волокна обычно толще безмиелиновых и содержат осевые цилиндры большего диаметра.

В миелиновом волокне осевой цилиндр также окружается глиальными клетками, но эти клетки вырабатывают миелин, который и окружает плазмолемму аксона. Таким образом, в миелиновых волокнах осевой цилиндр (аксон) непосредственно окружен особой миелиновой оболочкой, вокруг которой располагается тонкий слой нейролеммы. Нейролемма представляет собой цитоплазму и ядро леммоцита, т.е. шванновской клетки. Снаружи волокно также покрыто базальной мембраной.

Миелиновая оболочка на 80% состоит из липидов, обладающих высоким омическим сопротивлением, и на 20% – из белка.

По длине волокна миелиновая оболочка имеет прерывистый ход, благодаря чему формируются узловые перехваты, или перехваты Ранвье.

Узловые перехваты повторяются по ходу миелинового волокна с определенными интервалами. Длина участков между узловыми перехватами зависит от толщины нервного волокна: чем оно толще, тем длиннее расстояние между перехватами. В области узлового перехвата аксон часто расширяется, а в его плазмолемме присутствуют многочисленные натриевые каналы (которые отсутствуют вне перехватов под миелиновой оболочкой).

Классификация нейронов

Чаще всего эта классификация осуществляется по трем признакам – морфологическим, функциональным и биохимическим.

1. ***Морфологическая классификация*** нейронов учитывает количество отростков у нейронов и подразделяет все нейроны на три типа – униполярные, биполярные и мультиполярные.

Униполярные нейроны (одноотростчатые) имеют один отросток. Униполярные нейроны отмечаются у человека в период раннего эмбрионального развития, а в постнатальном онтогенезе они встречаются в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва (обеспечивают проприоцептивную чувствительность жевательных мышц).

Биполярные нейроны (двухотростчатые) имеют два отростка – аксон и дендрит, обычно отходящие от противоположных полюсов клетки. В нервной системе человека биполярные нейроны встречаются в основном в периферических частях зрительной, слуховой и обонятельной систем, например, биполярные клетки сетчатки глаза, спирального и вестибулярного ганглиев. Биполярные нейроны дендритом связаны с рецептором, аксоном – с нейроном следующего уровня организации соответствующей сенсорной системы.

Однако чаще в ЦНС человека и других животных встречается разновидность биполярных нейронов – псевдоуниполярные нейроны. У них оба клеточных отростка (аксон и дендрит) отходят от тела клетки в виде единого выроста, который далее Т-образно делится на дендрит и аксон: первый идет с периферии от рецепторов, второй направляется в ЦНС. Эти клетки встречаются в сенсорных спинальных и краниальных ганглиях. Они обеспечивают восприятие болевой, температурной, тактильной, проприоцептивной, барорецептивной и вибрационной сигнализации.

Мультиполярные нейроны имеют один аксон и более 2 дендритов. Они наиболее распространены в нервной системе человека и представляют разновидности веретенообразных, звездчатых, корзинчатых, грушевидных и пирамидных клеток.

С точки зрения локализации нейронов их можно разделить на нейроны ЦНС, т.е. находящиеся в спинном (спинальные нейроны) и головном мозге (бульбарные, мезенцефальные, церебеллярные, гипоталамические, таламические, корковые), а также за пределами ЦНС, т.е. входящие в состав периферической нервной системы, – это нейроны вегетативных ганглиев, а также нейроны, составляющие основу метасимпатического отдела вегетативной нервной системы.

2. ***Функциональная классификация*** нейронов разделяет их по характеру выполняемой ими функции (в соответствии с их местом в рефлекторной дуге) на три типа: афферентные (чувствительные), эфферентные (двигательные) и вставочные.

Афферентные нейроны (чувствительные, рецепторные, центростремительные) являются ложноуниполярными нервными клетками. Тела этих нейронов располагаются не в ЦНС, а в спинно-мозговых или чувствительных узлах черепно-мозговых нервов. Один из отростков, отходящий от тела нервной клетки, следует на периферию, к тому или иному органу и заканчивается там сенсорным рецептором, который способен трансформировать энергию внешнего стимула (раздражения) в нервный импульс. Второй отросток направляется в ЦНС (спинной мозг) в составе задних корешков спинно-мозговых нервов или соответствующих чувствительных волокон черепно-мозговых нервов. Афферентные нейроны имеют небольшие размеры и хорошо разветвленный на периферии дендрит. Функции афферентных нейронов тесно связаны с функциями сенсорных рецепторов и поэтому генерируют нервные импульсы под влиянием изменений внешней или внутренней среды.

Часть нейронов, принимающих участие в обработке сенсорной информации, делят в зависимости от чувствительности к действию раздражителей на моносенсорные, бисенсорные и полисенсорные:

а) моносенсорные нейроны располагаются чаще в первичных проекционных зонах коры и реагируют только на сигналы своей сенсорности. Например, значительная часть нейронов первичной зоны зрительной области коры полушарий головного мозга реагирует только на световое раздражение сетчатки глаза;

б) бисенсорные нейроны чаще располагаются во вторичных зонах коры какого-либо анализатора и могут реагировать на сигналы как своей, так и другой сенсорности. Например, нейроны вторичной зоны зрительной области коры больших полушарий головного мозга реагируют на зрительные и слуховые раздражения;

в) полисенсорные нейроны – это чаще всего нейроны ассоциативных зон мозга; они способны реагировать на раздражение слуховой, зрительной, кожной и других рецептивных систем.

Эфферентные нейроны (двигательные, моторные, секреторные, центробежные, сердечные, сосудодвигательные и пр.) предназначены для передачи информации от ЦНС на периферию, к рабочим органам. Например, эфферентные нейроны двигательной зоны коры большого мозга – пирамидные клетки – посылают импульсы к альфа-мотонейронам передних рогов спинного мозга, т.е. они являются эфферентными для этого отдела коры большого мозга. В свою очередь альфа-мотонейроны спинного мозга являются эфферентными для его передних рогов и посылают сигналы к мышцам.

По строению эфферентные нейроны – это мультиполярные нейроны, тела которых находятся в сером веществе ЦНС (или на периферии в вегетативных узлах различных порядков). Аксоны этих нейронов продолжаются в виде соматических или вегетативных нервных волокон (периферических нервов) к соответствующим рабочим органам, в том числе к скелет-

ным и гладким мышцам, к многочисленным железам. Основной особенностью эфферентных нейронов является наличие длинного аксона, обладающего большой скоростью проведения возбуждения.

Эфферентные нейроны связывают между собой разные отделы коры больших полушарий и обеспечивают внутриполушарные и межполушарные отношения. Все нисходящие пути спинного мозга (пирамидный, руброспинальный, ретикулоспинальный и т.д.) образованы аксонами эфферентных нейронов соответствующих отделов ЦНС. Нейроны автономной нервной системы, например, ядер блуждающего нерва, боковых рогов спинного мозга, также относятся к эфферентным нейронам.

Вставочные нейроны (интернейроны, контактные, ассоциативные, кондукторные) осуществляют передачу нервного импульса с афферентного (чувствительного) нейрона на эфферентный (двигательный) нейрон. Суть этого процесса состоит в передаче полученного афферентным нейроном сигнала эфферентному нейрону для исполнения в виде ответной реакции организма.

Вставочные нейроны располагаются в пределах серого вещества ЦНС. По своему строению – это мультиполярные нейроны. В функциональном отношении это наиболее важные нейроны ЦНС, так как на их долю приходится 97–99% от общего числа нейронов ЦНС. Область влияния вставочных нейронов определяется их строением, в том числе длиной аксона и числом коллатералей.

Одни вставочные нейроны получают активацию от нейронов других центров и затем распространяют эту информацию на нейроны своего центра. Другие получают активацию от коллатералей эфферентных нейронов своего же центра и затем передают эту информацию назад в свой же центр, образуя обратные связи.

Вставочные нейроны по своей функции могут быть возбуждающими или тормозными. При этом возбуждающие нейроны могут не только передавать информацию с одного нейрона на другой, но и модифицировать передачу возбуждения, усиливать ее эффективность. Например, в коре большого мозга имеются «медленные» пирамидные нейроны, которые влияют на активность «быстрых» пирамидных нейронов.

3. ***Биохимическая классификация*** нейронов основана на химических особенностях нейромедиаторов, используемых нейронами в синаптической передаче нервных импульсов. Выделяют много различных групп нейронов: холинергические (медиатор – ацетилхолин), адренергические (медиатор – норадреналин), серотонинергические (медиатор – серотонин), дофаминергические (медиатор – дофамин), ГАМК-ергические (медиатор – гамма-аминомасляная кислота – ГАМК), пуринергические (медиатор – АТФ и его производные), пептидергические (медиаторы – субстанция Р, энкефалины, эндорфины, вазоактивный интестинальный пептид, холецистокинин, нейротензин, бомбезин и другие нейропептиды). В некоторых

нейронах терминали содержат одновременно два типа нейромедиатора, а также нейромодуляторы.

Нарушение выработки некоторых медиаторов в отдельных структурах мозга связывают с патогенезом ряда нервно-психических заболеваний. Так, содержание дофамина снижено при паркинсонизме и повышено при шизофрении, снижение уровня норадреналина и серотонина типично для депрессивных состояний, а их повышение – для маниакальных.

Физиология нейрона

Функции нейрона как целого образования – это обеспечение информационных процессов в ЦНС, в том числе с помощью веществ-передатчиков (нейромедиаторов). Нейроны как специализированные клетки осуществляют прием, кодирование, обработку, хранение и передачу информации. Нейроны формируют управляющие (регулирующие) команды для различных внутренних органов и для скелетных мышц (благодаря чему совершаются разнообразные локомоции), а также обеспечивают реализацию всех форм психической деятельности – от элементарных до самых сложных, включая мышление, речь. Все это обеспечивается за счет способности нейрона генерировать электрические разряды и передавать информацию с помощью синапсов. Однако реализация всех функций нейрона возможна лишь при совместной работе нейронов. Поэтому решающим моментом в деятельности нейрона является его способность к генерации потенциалов действия, а также его способность воспринимать потенциалы действия и медиаторы от других нейронов и передавать необходимую информацию другим нейронам. Реализация информационной функции происходит с участием всех отделов нейрона – дендритов, перикариона и аксона. При этом дендриты вместе с перикарионом специализируются на восприятии информации, аксоны (вместе с аксонным холмиком перикариона) – на передаче информации, а перикарион – на принятии решения. Кроме того, тело нейрона (сома, или перикарион), помимо информационной, выполняет трофическую функцию относительно своих отростков и их синапсов.

С функциональной точки зрения нейрон может находиться в трех основных состояниях: 1) покоя; 2) активности, или возбуждения; 3) торможения.

1. В состоянии покоя нейрон имеет стабильный уровень мембранного потенциала. В любой момент нейрон готов возбудиться, т.е. генерировать потенциал действия, либо перейти в состояние торможения.

2. В состоянии активности, т.е. при возбуждении, нейрон генерирует потенциал действия или чаще – группу потенциалов действия (серия ПД, пачка ПД, вспышка возбуждения). Частота следования потенциалов действия внутри данной серии ПД, длительность этой серии, а также интервалы между последовательными сериями – все эти показатели широко варьируют и являются составляющей кода нейронов. Важную роль в регуляции частоты импульсации имеют ионы Ca^{2+} и K^{+}.

Для некоторых нейронов активное состояние возникает спонтанно, т.е. автоматически, причем, чаще всего автоматия нейрона проявляется периодической генерацией серии импульсов. Примером таких нейронов-пейсмекеров, т.е. водителей ритма, являются нейроны дыхательного центра продолговатого мозга. Иногда такие нейроны называют фоновоактивными нейронами. По характеру реакции на приходящие импульсы они делятся на тормозные и возбуждающие. Тормозные нейроны урежают свою фоновую частоту разрядов в ответ на внешний сигнал, а возбуждающиеся – увеличивают частоту фоновой активности.

Существует три вида фоновой активности нейронов – непрерывно-аритмичный, пачечный и групповой. Непрерывно-аритмичный вид активности проявляется в том, что фоновоактивные нейроны генерируют импульсы непрерывно с некоторым замедлением или увеличением частоты разрядов. Такие нейроны обычно обеспечивают тонус нервных центров. Фоновоактивные нейроны имеют большое значение в поддержании уровня возбуждения коры и других структур мозга. Число фоновоактивных нейронов увеличивается в состоянии бодрствования.

Групповая форма активности характеризуется периодическим появлением группы импульсов, сменяющихся периодом молчания.

3. Состояние торможения проявляется в том, что фоновоактивный нейрон или нейрон, получающий возбуждающее воздействие извне, прекращает свою импульсную активность. В основе торможения лежит явление гиперполяризации нейрона (характерно для постсинаптического торможения) или активное прекращение поступающей импульсации от других нейронов, что наблюдается в условиях пресинаптического торможения.

Физиология нервных волокон

Главной функцией нервных волокон является проведение нервных импульсов, в возникновении и проведении которых основную роль играет плазматическая мембрана, обладающая высокой возбудимостью.

Механизм распространения нервного импульса связан с появлением местных круговых токов, которые возникают при прохождении через мембрану аксона ионов калия, натрия, кальция. Перемещение различно заряженных ионов из аксона в окружающую аксон жидкость (или наоборот) приводит к возникновению разности потенциалов между внутриаксональной и наружной средами. Вспыхнувшая разность потенциалов возбуждает кольцевой участок аксона. В нем также возникают ионные токи, устанавливается разность потенциалов, которая возбуждает следующий участок, и так все дальше и дальше по аксону до синапса.

В *безмиелиновых волокнах* возбуждение постепенно охватывает соседние участки мембраны осевого цилиндра и так волнообразно распространяется до конца аксона. Скорость распространения возбуждения

по волокну определяется его диаметром – чем больше диаметр, тем выше скорость проведения возбуждения.

В *миелиновых волокнах* скорость проведения нервных импульсов значительно выше, чем в немиелиновом волокне, хотя и в этих волокнах сохраняется прямая пропорциональная зависимость скорости проведения возбуждения от его диаметра. В отличие от безмиелиновых волокон в миелиновых волокнах круговые электрические токи возникают только в области перехватов Ранвье. Именно здесь количество натриевых каналов достигает 12 тысяч на 1 $мкм^2$, что значительно больше, чем в любом другом участке волокна. В результате эти участки являются наиболее возбудимыми, и поэтому именно в них генерируется очередной потенциал действия. Он в свою очередь вызывает генерацию ПД в соседнем перехвате Ранвье, а возникший в этом перехвате новый ПД вызывает возбуждение следующего перехвата Ранвье. В целом, все это приводит к скачкообразному, или сальтаторному, проведению возбуждения по нерву. Такой механизм обеспечивает гораздо более быстрое (примерно в 50 раз) распространение ПД, чем в безмиелиновых волокнах. При этом скорость проведения возбуждения по миелиновому волокну прямо пропорциональна и диаметру волокна, и длине между перехватами Ранвье, т.е. чем больше диаметр и чем длиннее интервалы между перехватами Ранвье, тем выше скорость проведения возбуждения.

Нервное волокно обладает *возбудимостью и лабильностью*. Возбудимость миелиновых нервных волокон выше, чем у безмиелиновых. Кроме того, у миелиновых волокон более высокая лабильность по сравнению со всеми другими нервными образованиями, включая и безмиелиновые нервные волокна. Например, известно, что миелиновые волокна могут воспроизводить до 1000 импульсов в 1 с.

Законы проведения возбуждения по нервным волокнам. Выделяют следующие законы проведения возбуждения по нервным волокнам: 1) закон изолированного проведения возбуждения; 2) закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна; 3) закон двустороннего проведения возбуждения; 4) закон практической неутомляемости нервных волокон; 5) закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна.

Закон изолированного проведения возбуждения утверждает, что проведение возбуждения по отдельным нервным волокнам, проходящим в составе нерва, происходит изолированно, независимо от других волокон. Возможность изолированного проведения возбуждения имеет большое физиологическое значение, так как обеспечивает, например, изолированность сокращения каждой нейромоторной единицы.

Закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна утверждает, что необходимым условием проведения возбуждения в нерве является не только его анатомическая непрерывность, но и физио-

логическая целостность. Если нарушить свойства мембраны волокна (перевязка, блокада новокаином, аммиаком и др.), то проведение возбуждения по волокну прекращается. Применение в клинической медицине с целью обезболивания местных анестетиков, блокирующих активность натриевых каналов, прежде всего, в перехватах Ранвье, доказывает важность данного закона и возможность обратимой блокады ионных каналов.

Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну утверждает, что любое нервное волокно (афферентное или эфферентное) способно проводить возбуждение в обоих направлениях (к нейрону или от него). В этом можно убедиться, если наносить искусственное раздражение на волокно – потенциалы действия будут распространяться в обе стороны от места раздражения. Однако реально за счет наличия одностороннего проведения возбуждения в химических синапсах все нервные волокна проводят возбуждение по одному направлению, характерному для данного волокна (по афферентным волокнам – в ЦНС, по эфферентным волокнам – от ЦНС к органу).

Закон практической неутомляемости нервных волокон, который был сформулирован Н.Е. Введенским, указывает на то, что нервное волокно обладает малой утомляемостью. Действительно, проведение возбуждения по нервному волокну не нарушается в течение длительного (многочасового) эксперимента. Считают, что нервное волокно относительно неутомляемо вследствие того, что процессы ресинтеза энергии в нем идут с достаточно большой скоростью и успевают восстановить траты энергии, происходящие при прохождении возбуждения.

В момент возбуждения энергия нервного волокна тратится на работу натрий-калиевого насоса. Особенно большие траты энергии происходят в перехватах Ранвье вследствие большой плотности здесь натрий-калиевых насосов.

Закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна был установлен лауреатами Нобелевской премии (1944 г.) американскими физиологами Джозефом Эрлангером и Гербертом Гассером. На основании этого закона авторы предложили классификацию нервных волокон.

С функциональной точки зрения принято выделять чувствительные (афферентные, или сенсорные) и двигательные (эфферентные, моторные) нервные волокна. Первые проводят импульсы от периферии в ЦНС, а вторые – от ЦНС к органу. Примером сенсорных волокон являются нервные волокна, идущие в составе зрительного нерва. Примером двигательных нервных волокон является волокна, несущие импульсы к мышечным волокнам от альфа-мотонейронов спинного мозга. Второй пример – волокна блуждающего нерва, несущие возбуждение к миокардиоцитам.

Другой подход к классификации был предложен американскими физиологами Дж. Эрлангером и Г. Гассером (1937). Они разделили все нервные волокна в зависимости от таких важных показателей, как диаметр волокон,

их возбудимость, временные характеристики потенциала действия и его компонентов, а также скорость проведения возбуждения, на три основные группы – А, В и С (табл. 1).

Группа А – это наиболее толстые миелиновые моторные и чувствительные волокна; группа В – это миелиновые преганглионарные волокна автономной нервной системы с низким содержанием в них миелина; группа С – это немиелиновые постганглионарные волокна симпатической нервной системы. Группа А неоднородна – в ней выделены три основные подгруппы (альфа, бета, гамма).

Таблица 1 – Свойства различных нервных волокон млекопитающих

Тип волокна	Диаметр, мкм	Скорость проведения, м/с	Длительность потенциала действия, м/с	Функции
А-альфа	13–22	70–120	0,4–0,5	Эфферентные волокна, проводящие возбуждение к скелетным мышцам, афферентные волокна, проводящие возбуждение от мышечных рецепторов
А-бета	8–13	40–70	0,4–0,6	Афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов прикосновения и сухожильных рецепторов
А-гамма	4–8	15–40	0,5–0,7	Афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов прикосновения и давления; эфферентные волокна – к мышечным веретенам
В	1–3	3–14	1,2	Преганглионарные волокна вегетативной нервной системы
С	0,5–1,0	0,5–2,0	2,0	Постганглионарные волокна вегетативной нервной системы; афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов боли, давления и тепла

Объединение нейронов как один из принципов организации работы мозга

Для различных структур мозга характерны определенные типы нейронной организации. Нейроны, выполняющие одну и ту же функцию, образуют группы, популяции, ансамбли, колонки, ядра. В коре большого мозга, мозжечке нейроны формируют слои клеток. Каждый слой имеет свою специфическую функцию.

Серое вещество мозга. Скопления нейронов и нейроглии образуют серое вещество мозга, которое неоднородно. В нем имеются участки концентрации нейронов, где их тела очень плотно располагаются относительно друг друга, а также области, где концентрация нейронов невысокая. Области высокой концентрации нейронов получили название ядер серого

вещества. Специфические по функции нейроны образуют самостоятельные соответствующие ядра, расположенные среди белого вещества в различных отделах ствола головного мозга.

Нервный центр – это комплекс нейронов, сосредоточенных в одной структуре ЦНС (например, дыхательный центр продолговатого мозга), которые выполняют близкие функции.

Нейронные цепи – это последовательно соединенные между собой нейроны, которые выполняют определенную задачу (например, рефлекторная дуга).

Нейронные сети – это объединение нейронов, которое содержит множество параллельно расположенных и связанных между собой последовательных цепей нейронов. Такие объединения выполняют сложные задачи. Например, сенсорные сети выполняют задачу по обработке сенсорной информации. Объединенные в нейронные сети нейроны могут приобретать новые свойства, отсутствующие в отдельности. Поэтому элементарная нейронная сеть считается важной единицей функциональной активности ЦНС.

По характеру организации в нервной системе выделяют три типа сетей – иерархические, локальные и дивергентные.

Иерархические сети характеризуются свойствами конвергенции (несколько нейронов одного уровня контактируют с меньшим числом нейронов другого уровня) и дивергенции (нейрон нижележащего уровня контактирует с большим числом нейронов вышележащего уровня). Благодаря этому информация может многократно фильтроваться и усиливаться. Такой тип сетей наиболее характерен для строения сенсорных и двигательных путей.

Локальные сети характеризуются тем, что в них поток информации удерживается в пределах одного иерархического уровня, оказывая на нейроны-мишени возбуждающее или тормозящее действие, что позволяет модулировать поток информации. Таким образом, нейроны локальных сетей действуют как своеобразные фильтры, отбирая и сохраняя нужную информацию.

Дивергентные сети характеризуются наличием нейронов, которые, имея один вход, на выходе образуют контакты с множеством других нейронов. Таким путем эти сети могут влиять одновременно на активность множества элементов, которые могут быть связаны с разными иерархическими уровнями.

Морфология и физиология нейроглии

Нейроглия – это обширная разнородная группа клеток (глиоцитов, или глиальных клеток) нервной ткани, обеспечивающая деятельность нейронов и выполняющая опорную, трофическую, разграничительную, барьерную, секреторную и защитную (иммунологическую) функции. Без нейроглии нейроны не могут существовать и функционировать. При этом

взаимоотношения между нейронами и нейроглией складываются начиная с раннего эмбриогенеза нервной ткани. На первом этапе развития глиальные клетки вытягивают свои отростки перпендикулярно к плоскости зоны размножения и поэтому называются радиальными глиальными клетками. Нейрон обхватывает своим телом отросток глиальной клетки и медленно как бы взбирается по нему, все более удаляясь от места своего первоначального возникновения к месту своего окончательного расположения (так эквилибрист взбирается по канату под купол цирка).

Происхождение термина «нейроглия» (от гр. neuron – нерв и glia – клей) связано с первоначальным представлением о наличии некоего вещества, заполняющего пространство между нейронами и нервными волокнами и связывающего их воедино наподобие клея. Нейроглия была открыта в 1846 году немецким ученым Р. Вирховым. Он назвал ее межуточным веществом, содержащим веретенообразные и звездчатые клетки, трудно отличимые от мелких нейронов. Он же впервые увидел, что нейроглия отделяет нервную ткань от кровеносного русла.

Глиальные клетки по размерам в 3–4 раза меньше, чем нейроны. В мозге человека содержание глиоцитов в 5–10 раз превышает число нейронов, причем все глиоциты занимают около половины объема мозга. Соотношение между числом глиоцитов и нейронов у человека выше, чем у животных. Это означает, что в ходе эволюции количество глиальных клеток в нервной системе увеличилось более значительно, чем число нейронов.

В отличие от нейронов, глиоциты взрослого способны к делению. В поврежденных участках мозга они размножаются, заполняя дефекты и образуя глиальный рубец (глиоз). С возрастом у человека в мозге число нейронов уменьшается, а число глиальных клеток увеличивается. Опухоли из глиоцитов (глиомы) составляют 50% внутричерепных образований.

Нейроглия включает макроглию и микроглию (схема 2). Макроглия в эмбриональном периоде подобно нейронам развивается из эктодермы. Макрология подразделяется на астроцитарную, олигодендроцитарную и эпендимоцитарную глию. Соответственно, основу этих видов макроглии составляют астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты. В свою очередь астроциты подразделяются на протоплазматические (плазматические) и волокнистые (фиброзные, фибриллярные). Олигодендроциты подразделяются на три типа – крупные светлые клетки, мелкие темные и клетки промежуточной величины и электронной плотности (в раннем возрасте численность их одинакова, но у взрослого встречаются лишь темные олигодендроциты). Эпендимоциты делятся на три вида – собственно эпендимоциты, хороидные эпендимоциты и таницыты.

Микроглия, развивающаяся из мезенхимы, представлена микроглиоцитами, которые, по своим морфологическим и функциональным признакам, вероятнее всего, тоже неоднородны.

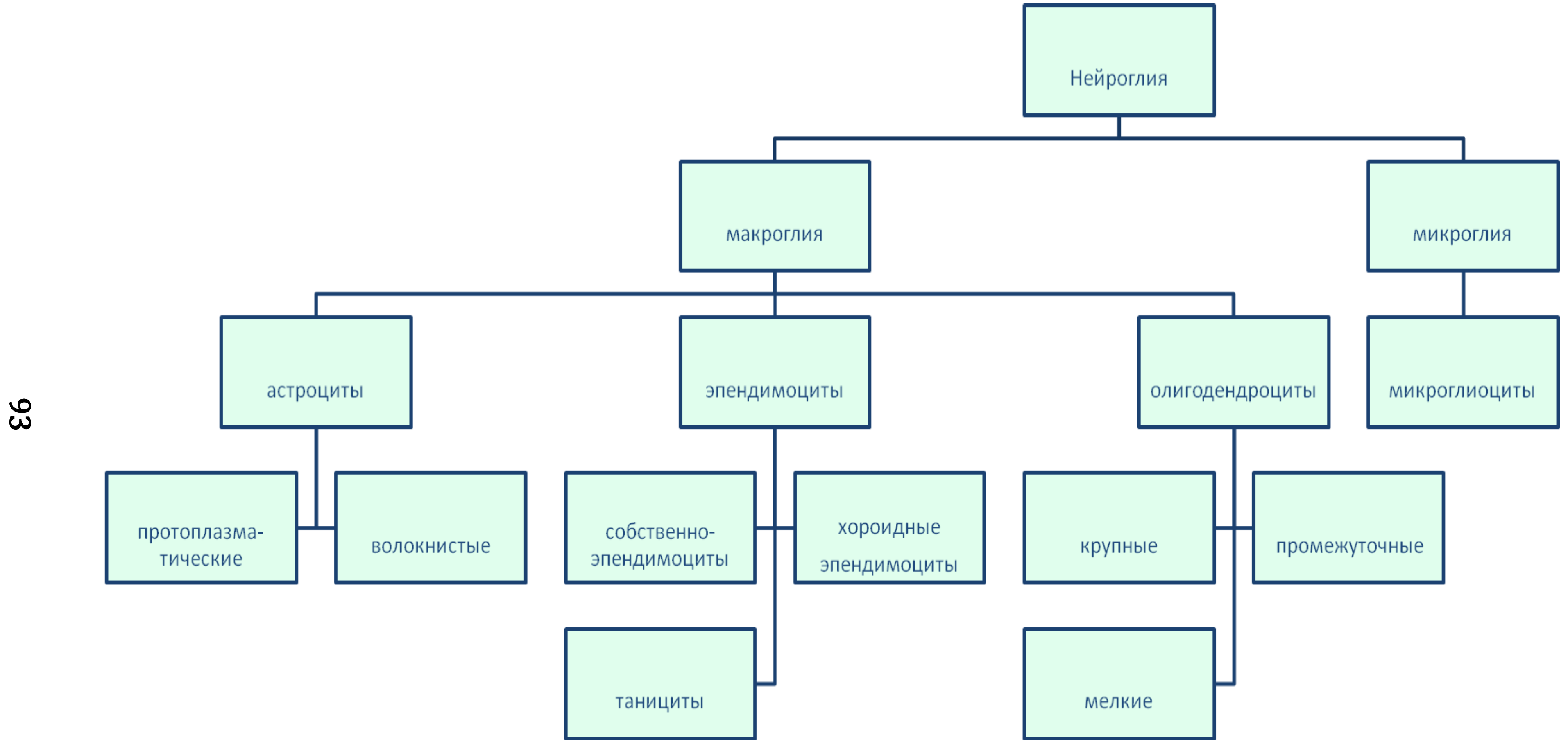


Схема 2. Классификация нейроглии.

Кроме того, к глиальным структурам, находящимся в составе периферической нервной системы, относят клетки-сателлиты, или мантийные клетки, расположенные в спинальных, черепно-мозговых и вегетативных ганглиях, а также леммоциты, или шванновские клетки.

Астроциты. На долю астроцитов (или звездчатых глиальных клеток) приходится около 40% от всех глиоцитов. Астроциты – это многоотростчатые, самые крупные формы глиоцитов. Они встречаются во всех отделах ЦНС, но их количество различно: в коре больших полушарий их содержится 61,5%, в мозолистом теле – 54%, в стволе мозга – 33%.

Астроциты делятся на две подгруппы – протоплазматические (плазматические) и волокнистые, или фиброзные (фибриллярные). Протоплазматические астроциты встречаются преимущественно в сером веществе ЦНС. Для них характерны многочисленные разветвления коротких, толстых отростков. Волокнистые астроциты располагаются в основном в белом веществе ЦНС. От них отходят длинные, тонкие, незначительно ветвящиеся отростки.

Астроциты выполняют четыре основные функции – опорную, разграничительную (транспортную и барьерную), метаболическую (регуляторную) и защитную (иммунную и репаративную).

Олигодендроциты. Это обширная группа разнообразных мелких клеток с короткими немногочисленными отростками. Олигодендроцитов в коре больших полушарий содержится 29%, в мозолистом теле – 40%, в стволе головного мозга – 62%. Они встречаются в белом и сером веществе ЦНС. В белом веществе ЦНС олигодендроциты располагаются рядами, вплотную к проходящим здесь нервным волокнам. В сером веществе они расположены вдоль миелинизированных нервных волокон и вокруг тел нейронов, образуя с ними тесный контакт. Таким образом, олигодендроциты окружают тела нейронов, а также входят в состав нервных волокон и нервных окончаний. В целом, олигодендроциты изолируют эти образования от соседних структур и тем самым способствуют проведению возбуждения.

Различают три типа олигодендроцитов: крупные светлые клетки, мелкие темные и клетки промежуточной величины и электронной плотности. В раннем возрасте численность их одинакова, но у взрослого встречаются лишь темные олигодендроциты. Вероятнее всего, что продолжительность жизни светлых олигодендроцитов мала (не более нескольких недель); постепенно они превращаются в промежуточные (между светлыми и темными) по величине и плотности. Через несколько недель олигодендроцит трансформируется в темный олигодендроцит, который и является последней стадией его созревания. По объему темная клетка составляет 25% от светлой клетки. В тканях ЦНС взрослого организма темные олигодендроциты видны как мелкие клетки с темным круглым ядром. Они встречаются в большом количестве как в сером, так и в белом веществе мозга.

Олигодендроциты выполняют две основные функции – 1) образование миелина как компонента изолирующей оболочки у нервных волокон в ЦНС и 2) трофическую функцию, включающую участие в регуляции метаболизма нейронов.

Эпендимоциты образуют эпендимную глию, или эпендиму (от греч. ependyma – верхняя одежда, т.е. выстилка). Эпендима – это однослойная выстилка полостей желудочков мозга и центрального канала спинного мозга (в которых содержится спинно-мозговая жидкость, или ликвор), состоящая из эпендимоцитов.

Эпендимоциты представляют собой клетки кубической или цилиндрической формы.

Помимо типичных эпендимоцитов (или просто эпендимоцитов) выделяют еще две их разновидности – хороидные эпендимоциты и таннициты.

Хороидные эпендимоциты (от греч. choroidea, или chorioidea – ткань, содержащая сосуды) – это эпендимоциты, локализованные в области сосудистых сплетений. Эти сплетения непосредственно причастны к образованию спинно-мозговой жидкости (ликвора). Хороидные эпендимоциты имеют кубическую форму. Эти клетки покрывают выпячивания мягкой мозговой оболочки, которые вдаются в просвет желудочков головного мозга (крыша III и IV желудочков, участки стенки боковых желудочков). Хороидные эпендимоциты являются барьером, через который фильтруются вещества, поступающие из кровеносных капилляров в ликвор. Поэтому хороидные эпендимоциты – это составная часть гематоликворного барьера.

Таниципы – это специализированные клетки эпендимы в латеральных участках стенки III желудочка. Таниципы поглощают вещества из ликвора и транспортируют их по своему отростку в просвет сосудов гипофиза, обеспечивая тем самым связь между ликвором, находящимся в просвете желудочков мозга, и кровью.

Функции эпендимной глии: 1) опорная (за счет базальных отростков), 2) образование барьеров – нейро-ликворного (с высокой проницаемостью) и гемато-ликворного, 3) ультрафильтрация компонентов ликвора, 4) участие в репаративных (пролиферативных) процессах ЦНС, в реализации трофической и защитной функции.

Микроглия представляет собой совокупность мелких удлиненных звездчатых клеток (микроглиоцитов) с короткими немногочисленными ветвящимися отростками. Микроглиоциты располагаются вдоль капилляров в ЦНС, в сером и белом веществе и являются вариантом блуждающих клеток. Количество микроглиоцитов в разных отделах головного мозга относительно невысокое: в коре больших полушарий – 9,5%, в мозолистом теле – 6%, в стволе головного мозга – 8% от всех видов глиоцитов.

Основная функция микроглии – защитная (в том числе иммунная). Клетки микроглии – это специализированные макрофаги ЦНС, обладающие значительной подвижностью. Они могут активироваться и размножаться при

воспалительных и дегенеративных заболеваниях нервной системы. Для выполнения фагоцитарной функции микроглиоциты утрачивают отростки и увеличиваются в размерах. Они способны фагоцитировать остатки погибших клеток (детрит). Активированные клетки микроглии ведут себя подобно макрофагам – они представляют антигены для Т- и В-лимфоцитов, секретируют ряд цитокинов.

Таким образом, мозг, отделившись от «общей» иммунной системы гематоэнцефалическим барьером, имеет собственную автономную иммунную систему, которая представлена микроглиоцитами, а также лимфоцитами спинно-мозговой жидкости. Именно эти клетки становятся активными участниками всех патологических процессов, сопровождающихся деструкцией мозговой ткани с образованием субстрата, который становится антигеном для соответствующих тканей мозга. Например, детрит миелина способствует еще большей демиелинизации аксонов.

Клетки микроглии играют очень важную роль в развитии поражений нервной системы при СПИДе. Они разносят (совместно с гематогенными моноцитами и макрофагами) вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) по ЦНС.

Тема 7
ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В НЕРВНОЙ КЛЕТКЕ

Понятие раздражимости и возбудимости

Биологические системы – живые организмы, органы, ткани и клетки – могут находиться в двух основных состояниях: в состоянии физиологического покоя и активности. *Физиологический покой* – это состояние, когда живой организм не проявляет признаков присущей ему деятельности при отсутствии специальных раздражающих воздействий извне. Но такое состояние относительно, так как в клетках, тканях и органах непрерывно совершаются сложные процессы обмена веществ.

При изменениях внешней или внутренней среды живые организмы приходят в активное состояние. Способность живых организмов и образующих их систем (клеток, тканей и органов) реагировать на внешнее воздействие изменением своих физико-химических и физиологических свойств называется *раздражимостью*. Раздражимостью обладают как животные, так и растения. Со свойствами раздражимости клеток и тканей связаны все проявления роста, размножения, передвижения.

Отдельные клетки и ткани организма в ходе эволюции приспособились осуществлять быстрые и точные ответы на действие раздражителей. Они получили название возбудимых клеток и тканей. В организме животных и человека возбудимыми тканями являются нервная, мышечная и железистая. Другие ткани организма, обладая свойством раздражимости,

т.е. изменением обмена веществ и энергии в ответ на раздражение, не относятся к возбудимым, так как они не способны быстро реагировать на раздражение.

Способность организма, органа, ткани или клетки быстро отвечать на раздражение специфической реакцией – *возбуждением* – называется *возбудимостью*. Мерой возбудимости живой структуры является пороговая сила раздражителя, которая вызывает видимую ответную реакцию. Возбудимость и порог раздражения находятся в обратных соотношениях: чем выше порог, т.е. чем большую силу нужно приложить, чтобы вызвать ответную реакцию, тем ниже возбудимость живой структуры. И наоборот – чем ниже порог, тем выше возбудимость. Раздражимость и возбудимость характеризуют одно и то же свойство биологической системы – способность отвечать на раздражение.

Если на возбудимую структуру (нейрон, нервное волокно, мышечное волокно) подействовать пороговым раздражителем, то сформируется специфичный тип ответной реакции. При этом возбудимая структура перейдет от состояния относительного покоя к возбуждению. Для каждой возбудимой структуры переход в возбужденное состояние определяется осуществлением специфичной для нее деятельности. Например, мышца при возбуждении сокращается, эпителиальные, или железистые, клетки при возбуждении выделяют секрет, нейроны генерируют нервный импульс, или потенциал действия.

Обязательным признаком возбуждения является изменение электрического состояния клеточной мембраны – формирование потенциала действия. Однако нередко при действии на возбудимую структуру сверхсильного раздражителя (сверхпороговой силы) может возникать не активация ее деятельности, а, наоборот, временное снижение или даже полное прекращение ее активности. *Торможение* – это тоже активный процесс, возникающий в ответ на раздражение, но проявляющийся в снижении деятельности или полном ее прекращении.

И возбуждение, и торможение, как главные процессы, протекающие в возбудимых структурах, являются активными процессами.

Возбудимость как специализированное свойство отдельных клеток организма обусловлена наличием у них особых свойств, которые определяются строением и функцией их цитоплазматической мембраны. Это: 1) избирательная проницаемость мембраны для ионов Na^+, K^+, Ca^{2+} и Cl^-, обеспечивающая неравновесное распределение указанных ионов между клеткой и внеклеточной средой, что лежит в основе формирования электрического заряда клетки; 2) механизм активного транспорта указанных ионов, благодаря чему поддерживается ионная асимметрия; 3) система специализированных белков-рецепторов, способных воспринимать электрические и химические сигналы внешней среды.

Строение клеточных мембран

Все возбудимые клетки покрыты снаружи мембраной, которая получила название цитоплазматической. Внутри клетки также имеются мембранные структуры (например, мембраны митохондрий, мембраны ядра клетки, мембраны эндоплазматического ретикулюма). Однако по своим свойствам они существенно отличаются от плазматической мембраны.

Плазматическая мембрана (плазмолемма, цитолемма) всех возбудимых клеток – самая толстая из клеточных мембран. Под электронным микроскопом она имеет вид трехслойной структуры, представленной двумя электронно-плотными слоями, которые разделяются светлым слоем. Ее молекулярное строение описывается жидкостно-мозаичной моделью, согласно которой она состоит из двойного фосфолипидного слоя, в который погружены и с которым связаны молекулы белков.

Липидный бислой представлен молекулами, имеющими гидрофильную (полярную) головку и гидрофобный (неполярный) хвост. В мембране гидрофобные цепи обращены внутрь бислоя, а гидрофильные головки – кнаружи.

Мембранные белки составляют более 50% массы мембраны и удерживаются в липидном бислое за счет гидрофобных взаимодействий с молекулами липидов. По своему расположению относительно липидного бислоя мембранные белки разделяются на две основные группы – интегральные и периферические. Периферические белки находятся на поверхности мембраны и непрочно связаны с ней. Интегральные белки либо полностью погружены в липидный бислой (собственно интегральные белки), либо частично (полуинтегральные белки). Кроме того, многие белки пронизывают всю мембрану (трансмембранные белки).

С функциональной точки зрения мембранные белки выполняют основные функции. Это: 1) часть белков представляет собой ионные каналы, которые обеспечивают пассивный транспорт ионов по градиенту концентрации из наружной среды в клетку или наоборот; 2) часть белков выполняет функцию активного транспорта ионов (ионные насосы, например Na/K-насос), т.е. белки выступают в роли пассивных или активных переносчиков ионов и других гидрофильных веществ, транспорт которых через гидрофобные участки мембран запрещен; 3) часть мембранных белков выполняет функцию рецептора, т.е. специализированной структуры, предназначенной для узнавания определенных молекул (например, адреналина, ацетилхолина), и передачи сообщения об этом событии внутрь клетки к ее эффекторам; 4) часть мембранных белков выступает в роли ферментов, осуществляющих перенос определенных групп от одних молекул к другим.

Все белки мембраны синтезируются в эндоплазматическом ретикулюме, а затем направляются в аппарат Гольджи, откуда они распределяются на соответствующие участки мембраны. Таким образом, плазматическая мембрана выполняет разнообразные функции, в результате чего она играет

важную роль в жизнедеятельности клеток, особенно возбудимых (нейронов, мышечных волокон, миокардиоцитов, гладкомышечных клеток, эпителиальных, или железистых, клеток). Основная функция плазматической мембраны заключается в создании необходимой для деятельности данной клетки микросреды. Эту функцию называют барьерно-транспортной, так как именно избирательная проницаемость и избирательный транспорт обеспечивают создание такой среды. Благодаря этой функции возбудимые клетки формируют мембранный потенциал, кратковременное изменение которого представляет основной признак возбуждения (потенциал действия). Важнейшей функцией плазматической мембраны является рецепция внешних сигналов, в том числе поступающих от других клеток через специальные устройства (синапсы) или через кровь, лимфу или ликвор. В роли таких сигналов выступают молекулы медиаторов, гормонов, биологически активных веществ. Таким образом, с участием мембраны осуществляется межклеточное взаимодействие в организме. Наряду со способностью возбудимых клеток формировать мембранный потенциал и потенциал действия способность к межклеточным взаимодействиям обеспечивает все многообразие видов деятельности ЦНС.

Мембранный транспорт. Классификация механизмов транспорта веществ через биологические мембраны

Мембранный транспорт веществ – это переход вещества из внеклеточной среды во внутриклеточную либо наоборот. Любой вид транспорта определяется свойствами переносимого вещества – его способностью растворяться в воде, его размерами, химическими свойствами, а также градиентом (разницей) концентрации между наружной и внутренней поверхностью плазматической мембраны. Общие принципы, лежащие в основе транспорта веществ через плазматические мембраны, сводятся к следующим положениям.

1. Гидрофобные вещества хорошо проходимы через плазматические мембраны. Их транспорт определяется наличием и направленностью градиента концентрации – вещество движется согласно законам термодинамики из области его высокой концентрации в область, где концентрация этого вещества ниже.

2. Гидрофильные вещества не могут свободно проходить через плазматические мембраны, даже если они имеют небольшие размеры. Для их транспорта необходимы либо специальные частицы – транспортеры, либо специальные механизмы, в основе которых лежит изменение формы клетки.

3. Если перенос вещества происходит с участием транспортной частицы (переносчика), то в этом случае возможны два варианта. Первый вариант – перенос по градиенту концентрации. Такой вид транспорта не требу-

ет для своей реализации затраты энергии (она затрачивается ранее, при создании такого градиента). Поэтому его условно называют *пассивным транспортом*. Второй вариант – перенос вещества против градиента его концентрации. В этом случае необходима затрата свободной энергии. Такой вид транспорта получил название *активный транспорт*.

4. Процесс транспорта веществ через плазматическую мембрану может регулироваться, поэтому проницаемость для конкретного вещества – величина, изменяемая во времени. Особенно этот принцип важен в отношении ионов натрия, калия, кальция и хлора – в возбудимых клетках имеются специальные механизмы регуляции проницаемости мембраны для указанных ионов, позволяющих менять ее в широких диапазонах, в том числе до полного прекращения транспорта иона. При этом существуют два основных механизма такой регуляции – за счет изменения уровня мембранного потенциала (потенциалзависимый механизм) или за счет активации специфических клеточных рецепторов (рецепторуправляемый механизм).

Различают *прямой* и *опосредованный* транспорт. *Прямой* транспорт осуществляется без участия переносчиков и без затраты энергии. Он идет путем диффузии, или фильтрации. Примером такого вида транспорта является перенос кислорода как жирорастворимого вещества. *Опосредованный* транспорт во всех случаях совершается с участием переносчика. При этом в одних случаях этот вид транспорта идет без затраты энергии (облегченная диффузия), а в других – с затратой энергии (активный транспорт). При этом активный транспорт может протекать по механизму *первично-активного* и *вторично-активного* транспорта. При первично-активном транспорте энергия затрачивается на перенос данного вещества (например, транспорт ионов натрия с помощью натриевого насоса), а при вторично-активном транспорте энергия тратится на перенос другого вещества, в результате чего возникает возможность переносить и другое вещество (например, перенос глюкозы против градиента концентрации за счет энергии, потраченной на перенос ионов натрия против градиента его концентрации). При этом отдельно выделяют транспорт, сопряженный с переносом двух веществ (котранспорт), который может протекать по типу симпорта (два вещества идут в одном направлении, например, ионы Na^+ с молекулой глюкозы) или по типу антипорта (одно вещество идет в клетку, второе – из клетки, например, так работает Na/K-насос).

Кроме того, как вариант активного транспорта различают транспорт с изменением архитектуры мембраны – экзоцитоз и эндоцитоз. В этом случае большая молекула (или группа молекул) выбрасывается за пределы клетки (экзоцитоз) либо происходит поглощение этого вещества из среды внутрь клетки (эндоцитоз).

Характеристика пассивного транспорта веществ

Различают два его вида – *простую диффузию* и *облегченную диффузию.* Механизмом простой диффузии осуществляется перенос мелких жирорастворимых молекул (O_2, CO_2 и других). Диффузия идет со скоростью, пропорциональной градиенту концентрации или градиенту напряжения транспортируемых веществ.

Облегченная диффузия осуществляется через специфические каналы или с участием специфических белков-переносчиков. В том и другом случаях перенос вещества идет без затраты энергии – за счет химического или электрохимического градиента.

С помощью белков-переносчиков возбудимые клетки получают из внеклеточной среды аминокислоты, моносахара (например, глюкозу), которые транспортируются в клетку по градиенту концентрации. Этот вид транспорта регулируется с участием гормонов, например, инсулина (гормон, продуцируемый В-клетками островков Лангерганса поджелудочной железы). Этот гормон повышает сродство переносчика к глюкозе и аминокислотам и тем самым увеличивает скорость облегченной диффузии.

Ионные каналы – это интегральные белки мембраны, которые выполняют функцию транспортирующей частицы для соответствующего иона. Это тоже переносчики, но их способность транспортировать ионы регулируется с помощью специальных механизмов, зависимых от уровня мембранного потенциала или состояния специфических клеточных рецепторов, управляемых этими каналами. Кроме того, изменение ионной проницаемости, особенно у потенциалзависимых ионных каналов, может происходить с огромной скоростью – канал может открываться только на 1–3 мс.

Натриевые каналы имеют устья, селективный фильтр, воротный механизм. Ворота у них двух типов – активационные и инактивационные. В условиях покоя (при мембранном потенциале, равном –80 мВ) активационные ворота закрыты, но они «готовы» в любой момент открыться, а инактивационные ворота открыты. При снижении мембранного потенциала (например, с +80 мВ до +60 мВ) активационные ворота открываются, в результате чего интенсивность натриевого потока, входящего в клетку, возрастает. Однако спустя определенное время (1–2 мс) закрываются инактивационные ворота, т.е. происходит инактивация натриевых каналов. Следствием этого процесса является снижение (почти до нуля) входящего в клетку потока ионов натрия. Некоторое время спустя закрываются активационные ворота, открываются инактивационные ворота, и канал готов к новому циклу. Промежуток времени, в течение которого натриевые каналы не способны пропускать через себя поток ионов натрия, получил название *рефрактерного периода*, или *периода невозбудимости*. У нейронов и скелетно-мышечных волокон он очень короткий (в пределах 1–3 мс), в клетках сердца он длится 250–300 мс. Скорость восстановления проницаемости натриевых

каналов определяет лабильность возбудимых клеток, т.е. их способность к ритмической активности. Чем выше скорость, тем выше лабильность.

Натриевые каналы играют исключительно важную роль в деятельности нейронов, нервных и скелетно-мышечных волокон, а также в деятельности миокардиоцитов и других возбудимых клеток, так как обеспечивают начальный компонент потенциала действия, т.е. его фазу деполяризации.

Натриевые каналы блокируются тетрадотоксином, а также новокаином и другими местными анестетиками, что служит основой для широкого применения местных анестетиков в медицинской практике, в частности, с целью обезболивания.

Калиевые каналы также характеризуются высокой избирательностью по отношению к ионам K^+. В различных возбудимых клетках имеется пять видов калиевых каналов. Среди них наиболее распространенными являются потенциалчувствительные и кальцийзависимые каналы.

Потенциалчувствительные каналы блокируются новокаином. В условиях покоя они обладают определенной проницаемостью для ионов K^+, обеспечивая выходящий из клетки поток этих ионов. При возбуждении клеток их проницаемость для ионов K^+ дополнительно возрастает, однако этот рост происходит не сразу же, а спустя небольшой промежуток времени (например, в нейронах – спустя 3–5 мс, в миокардиоцитах – спустя 100–150 мс). Поэтому эти каналы обеспечивают поздний выходящий ионный ток (т.е. фазу реполяризации потенциала действия).

Кальцийзависимые калиевые каналы блокируются ионами бария. Они повышают свою проницаемость при деполяризации в связи с ростом внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+}. За счет этих каналов поддерживается уровень мембранного потенциала.

Калиевые каналы играют очень важную роль: с их участием формируется мембранный потенциал всех возбудимых клеток, а в период генерации потенциала действия они обеспечивают процесс реполяризации, т.е. восстановления исходного уровня мембранного потенциала. Кроме того, степень проницаемости калиевых каналов определяет способность возбудимых клеток к самовозбуждению, или автоматии.

Кальциевые каналы обеспечивают поступление ионов Ca^{2+} из внеклеточной среды во внутриклеточную, что имеет важное значение для процессов возбуждения нейронов, миокардиоцитов, гладкомышечных клеток, а также для функционирования синаптической передачи.

В настоящее время в плазматической мембране возбудимых клеток выделены две группы кальциевых каналов. Первая группа представлена потенциалчувствительными каналами, т.е. их проницаемость к ионам Ca^{2+} возрастает при деполяризации. Вторая группа каналов представлена рецепторуправляемыми каналами, проницаемость которых возрастает при активации рецепторов клетки. Среди них также выявлено несколько видов каналов – в зависимости от природы посредника, участвующего в активации канала.

Характеристика активного транспорта веществ

Различают первично-активный и вторично-активный транспорт.

Первично-активный транспорт – это такой транспорт, когда энергия расходуется непосредственно на перенос частиц. Он включает: 1) перенос отдельных ионов вопреки концентрационному и электрическому градиентам с помощью специальных ионных насосов;2) эндоцитоз, экзоцитоз и трансцитоз (микровезикулярный транспорт).

Транспорт вещества с помощью насосов (помп). Насосы представляют собой белковые молекулы, обладающие свойствами переносчика и АТФазной активностью. Непосредственным источником энергии являются АТФ. Достаточно хорошо изучены Na/Ka, Ca^{2+} и H^{-}-насосы. Есть основание предполагать наличие и Cl-насоса, о чем свидетельствуют определенные факты. Рассмотрим основные характеристики насосов.

Специфичность насосов заключается в том, что они обычно переносят какой-то определенный ион или 2 иона. Например, Na/K^{-}-насос (объединенный насос для Na^{+} и K^{+}) не способен переносить ион лития, хотя по своим свойствам последний очень близок к натрию.

Натрий-калиевый насос (Na/K-АТФаза) – это белок клеточной мембраны, обладающий, как и все другие насосы, свойствами фермента, т.е. сам переносчик обеспечивает расщепление АТФ и освобождение энергии, которую он же сам использует. Этот насос имеется в мембранах всех клеток и создает характерный признак, обеспечивает формирование мембранного потенциала и вторичный транспорт веществ. Главными активаторами насоса являются гормоны (альдостерон, тироксин), ингибирует насос недостаток энергии (кислородное голодание). Работа натриевого насоса после удаления K^{+} из среды сильно нарушается.

Кальциевый насос локализуется в эндоплазматическом ретикулюме, он обеспечивает транспорт ионов Ca^{2+}. Насос строго контролирует содержание ионов Ca^{2+} в клетке, поскольку изменение уровня Ca^{2+} нарушает ее функцию. Насос переносит ионы Ca^{2+} либо во внеклеточную среду, либо в цистерны ретикулюма и митохондрии (внутриклеточное депо ионов Ca^{2+}).

Протонный насос работает в митохондриях нейрона, *хлорный насос* главную роль играет в процессах торможения ЦНС.

Постоянная работа насосов необходима для поддержания концентрационных градиентов ионов, электрического заряда клетки и движения воды и незаряженных частиц в клетку и из клетки вторично активно согласно законам диффузии и осмоса.

Вторично-активный транспорт. Этот вид транспорта в основном представлен в энтероцитах (эпителиальные клетки кишечника) и в эпителии почек. Суть его состоит в следующем (на примере переноса молекулы глюкозы). Молекула глюкозы должна войти в клетку, где ее концентрация намного выше, чем в среде. Для того чтобы это произошло, необходимы затраты энергии. Но тратится энергия, которая ранее была затрачена

на перенос ионов Na^+. Дело в том, что в этой клетке за счет работы Na-насоса создаются низкие концентрации ионов Na^+. При наличии высоких концентраций ионов Na^+ в среде этот ион будет стремиться войти в клетку (по градиенту). Итак, молекула глюкозы присоединяется к специфическому переносчику, к которому также подсоединяется ион Na^+. В результате градиента концентрации (для ионов Na^+) этот «комбайн» (переносчик + глюкоза + ион Na^+) переносится внутрь клетки, где глюкоза и ион Na^+ отщепляются от переносчика, а переносчик «уходит» вновь совершать свою работу. Ионы Na^+ откачиваются из клетки Na-насосом, а молекула глюкозы при необходимости может покинуть клетку по градиенту концентрации за счет механизма облегченной диффузии, т.е. с участием специального переносчика.

Это говорит о наличии в живых системах транспорта, когда одним механизмом транспортируются одновременно две молекулы. В случае Na/K-насоса имеет место антипорт (поток ионов K^+ направлен внутрь клетки, поток ионов Na^+ направлен из клетки в среду). В случае же вторично-активного транспорта имеет место симпорт (потоки ионов Na^+ и молекул глюкозы направлены внутрь клетки).

Эндоцитоз, экзоцитоз и трансцитоз. Это варианты активного транспорта, при которых меняется архитектура мембран. Они осуществляются с затратой энергии.

Эндоцитоз – это процесс активного введения крупномолекулярных частиц из среды в клетку. Такой вид транспорта, к примеру, имеет место у новорожденных детей, которые с молоком матери получают антитела (иммуноглобулины). Эти крупные белковые частицы, не разрушаясь, с помощью энтероцитов всасываются в кишечнике и попадают в кровь ребенка, будучи совершенно ненарушенными и способными к выполнению своих функций.

При эндоцитозе клеточная мембрана образует впячивания, или выросты, внутрь клетки, которые, отшнуровываясь, превращаются в пузырьки. Последние затем обычно сливаются с первичными лизосомами, образуя вторичные лизосомы, в которых содержимое подвергается гидролизу – внутриклеточному перевариванию. Продукты гидролиза используются клеткой. Например, выделившийся медиатор нервным окончанием захватывается снова посредством эндоцитоза.

Экзоцитоз – это выделение крупных молекул из клетки. Пример тому – выделение квантов медиатора из везикулы в синапсе. По сути, экзоцитоз представляет собой процесс, обратный эндоцитозу. При экзоцитозе вначале происходит упаковка транспортируемого вещества в мембранные экзоцитозные пузырьки. После того как такие структуры сформировались, они приближаются к плазмолемме и сливаются с ней. При этом мембрана пузырька встраивается в плазмолемму, а содержимое пузырьков (продукты собственного синтеза клетки или транспортируемые ею молекулы, непере-

варенные и вредные вещества и др.) выделяется во внеклеточное пространство. Выделяемые вещества могут 1) прикрепляться к клеточной поверхности, 2) становиться периферическими белками (например, антигенами), 3) войти в состав межклеточного вещества (например, коллаген и гликозаминогликаны), 4) попадая во внеклеточную жидкость, они могут выполнять роль сигнальных молекул (гормоны, цитокины, медиаторы).

Трансцитоз наблюдается в тех клетках, где на одной поверхности клетки формируется эндоцитозный пузырек, который переносится к противоположной поверхности клетки и, становясь экзоцитозным пузырьком, выделяет свое содержимое во внеклеточное пространство. Трансцитоз характерен для эндотелиальных клеток кровеносных сосудов. В этих клетках пузырьки могут объединяться, образовывая временные трансцеллюлярные каналы, через которые транспортируются водорастворимые молекулы.

Электрогенез

История изучения биопотенциалов

Зарождение учения о «животном» электричестве, т.е. об электрических явлениях, возникающих в живых тканях, относится ко второй половине XVIII века. Тогда было показано, что с помощью электроскопа электрические заряды могут быть обнаружены на теле животного и человека. Также было известно, что некоторые рыбы (электрический угорь, электрический скат) обездвиживают свою добычу, поражая ее электрическим разрядом очень большой силы.

Разработать учение о «животном» электричестве впервые попытался Луиджи Гальвани. В 1791 году он написал работу «Трактат о силах электричества при мышечном движении». Л. Гальвани занимался изучением влияния разрядов электрической машины и атмосферного электричества во время грозовых разрядов на живые организмы. В качестве объекта исследований Л. Гальвани использовал препарат из задних лапок лягушки, соединенных позвоночником. Подвешивая этот препарат на медном крючке к железным перилам балкона, он обратил внимание на то, что когда лапки раскачивались ветром, то их мышцы сокращались при каждом прикосновении к перилам. Отсюда Л. Гальвани заключил, что в спинном мозгу лягушки формируется электрический ток, приводящий к сокращению мускулатуры.

В 1792 году опыт Л. Гальвани повторил его соотечественник А. Вольта, который доказал, что причиной сокращения мышц в данном опыте явилась разность потенциалов между разнородными металлами – медью (крючок) и железом (перила балкона). Спустя 8 лет Л. Гальвани осуществил постановку второго опыта, действительно доказывающего наличие электрического тока в живых тканях. Э. Дю-Буа-Реймон назвал этот опыт «истинным основным опытом нервно-мышечной физиологии». Его суть: Л. Гальвани стеклянной палочкой набрасывал нерв препарата

лягушки на слегка поврежденную поверхность мышцы и наблюдал при этом ее сокращение. Опыт был проведен без использования металлов.

С изобретением гальванометра и других электроизмерительных приборов стало возможно точно измерять электрические токи, возникающие в живых тканях. Электрический ток, зарегистрированный во втором опыте Л. Гальвани, был впоследствии назван током покоя, или током повреждения. А в 1838 году К. Маттеучи впервые показал, что наружная поверхность мышцы заряжена электроположительно, а внутренняя – электроотрицательно и что в мышце всегда может быть зарегистрирован электрический ток, идущий от неповрежденной поверхности мышцы к ее поперечному разрезу. Кроме того, К. Маттеучи продемонстрировал опыт «вторичного сокращения». Для данного опыта он использовал два нервно-мышечных препарата лягушки. Нерв первого препарата помещал на раздражающие электроды, а нерв второго препарата накладывал на мышцу первого. В момент замыкания электрической цепи наблюдалось сокращение мышц обеих лапок. Электрический ток, вызывающий сокращение мышцы второго препарата, был назван током действия.

Эмиль Дю-Буа-Реймон в 40–50 годах XIX столетия, обобщив имеющиеся сведения, показал, что в живых структурах существуют биоэлектрические явления – электрические потенциалы как в покое (потенциал покоя – мембранный потенциал), так и при возбуждении (ток действия, или потенциал действия).

Классификация биопотенциалов

Биопотенциалы – это общее название всех видов электрических процессов в живых системах.

Потенциал повреждения, или демаркационный потенциал, представляет собой исторически первое понятие, введенное для обозначения электрической активности живых организмов. Оно означает разность потенциалов между неповрежденной и поврежденной поверхностями живых возбудимых тканей (мышцы, нервы). При этом поврежденная поверхность является электронегативной по отношению к неповрежденной поверхности. Изучение природы потенциала повреждения послужило толчком к созданию мембранной теории возникновения биопотенциалов.

Мембранный потенциал, или потенциал покоя (МП, ПП), – это разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки (мышечного волокна) в условиях покоя. Обычно при использовании микроэлектродной техники или метода сахарозного мостика МП различных возбудимых клеток составляет 50–90 мВ, со знаком минус внутри клетки.

Потенциал действия (ПД) представляет собой относительно быстрое изменение мембранного потенциала возбудимых клеток во время их возбуждения. В зависимости от техники регистрации биоэлектрической активности различают внеклеточно-регистрируемый ПД и внутриклеточно-

регистрируемый ПД, которые отличаются между собой по форме, а также по амплитудно-временным характеристикам.

Рецепторный и генераторный потенциалы (РП, ГП) – это изменение мембранного потенциала первичночувствующих и вторичночувствующих рецепторных клеток во время их возбуждения.

Возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) и тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП) – это изменение мембранного потенциала постсинаптической мембраны при передаче возбуждающего (ВПСП) или тормозного (ТПСП) воздействия в синапсе. Деполяризация этой мембраны соответствует ВПСП, а гиперполяризация – ТПСП. Частным случаем возбуждающего постсинаптического потенциала является потенциал концевой пластинки (ПКП), который регистрируется при передаче возбуждения в нервно-мышечном синапсе.

Вызванный потенциал – это потенциал действия нейрона, возникающий в ответ на возбуждение рецептора, несущего информацию к этому нейрону.

Электрокардиограмма (ЭКГ), электроэнцефалограмма (ЭЭГ), электромиограмма (ЭМГ) представляют собой отражение суммарной электрической активности соответственно сердца, мозга, скелетных мышц, которая отводится внеклеточным способом при определенном положении отводящих электродов.

Методы регистрации биопотенциалов

С 40-х годов XX века в физиологии и клинической медицине используются два основных метода регистрации биопотенциалов: внеклеточный и внутриклеточный.

Внеклеточный способ – это отведение разности потенциалов между двумя точками органа или организма. При этом используются усилители переменного тока. При внеклеточном отведении биопотенциалов применяются как монополярное (однополюсное) отведение (один из электродов – активный, второй – индифферентный, т.е. он «заземлен» и его потенциал равен нулю), так и биполярное (двухполюсное) отведение, при котором оба электрода являются активными. Например, при регистрации электрической активности сердца используются 12 отведений, из которых три (I, II и III стандартные отведения) являются двухполюсными, а остальные девять отведений – монополярными. Аналогично при отведении биопотенциалов мозга, т.е. при энцефалографии, применяются оба варианта отведений.

Кроме того, при внеклеточном отведении биопотенциалов может применяться контактный способ, при котором оба электрода непосредственно соприкасаются с объектом исследования, а также дистантный – в этом случае электроды накладываются вдали от органа. Так, например, при регистрации электрокардиограммы электроды располагаются на дистальных участках рук и ног, а также на грудной клетке. Дистантный

способ регистрации биопотенциалов, который широко используется в клинической медицине (например, при электрокардиографии и электроэнцефалографии), возможен в связи с тем, что биоэлектрические процессы при достаточной их мощности могут создавать электрическое поле, которое и позволяет фиксировать динамику электрической активности того или иного органа вдали от него.

Однако, при внеклеточном способе отведения, особенно при дистантном расположении электродов, регистрируется лишь часть истинного потенциала.

Внутриклеточный способ отведения биопотенциалов представляет собой регистрацию разности потенциалов между двумя электродами, один из которых (активный электрод) соединен с цитоплазмой клетки, а второй – находится во внеклеточной среде. В этом методе в качестве активного электрода используется микроэлектрод. Это стеклянная микропипетка, заполненная насыщенным раствором KCl, либо металлический стержень. С помощью микроманипулятора кончик микроэлектрода погружается в клетку (в мышечное волокно, нейрон). Момент входа кончика микроэлектрода в клетку проявляется во внезапном появлении разности потенциалов (примерно 70–90 мВ со знаком минус внутри клетки, т.е. на активном электроде), а момент выхода из клетки – таким же скачкообразным снижением разности потенциала до нуля.

В целом, внутриклеточный способ отведения биопотенциалов позволяет регистрировать мембранный потенциал, потенциал действия, постсинаптический потенциал (ВПСП, ТПСП), рецепторный и генераторный потенциалы одиночных возбудимых образований. Для гладкомышечных клеток, размеры которых относительно малы, применение микроэлектродной техники ограничено из-за возможности повреждения объекта исследования.

В целом, внутриклеточный способ отведения пригоден в основном для экспериментальных исследований. Эта технология применяется и в клинической практике, например, при регистрации электрической активности нейронов коры больших полушарий во время проведения операций на мозге.

Мембранный потенциал, или Потенциал покоя

В состоянии покоя между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки существует разность потенциалов, которая называется *мембранным потенциалом (МП)*, или, если это клетка возбудимой ткани, – потенциалом покоя.

Внутреннее содержимое нейрона – его внутренний раствор – включает положительно и отрицательно заряженные ионы. Окружающая нейрон межтканевая жидкость – наружный раствор – также содержит положительные и отрицательные частицы. Наружный раствор в основном представляет собой раствор хлористого натрия. Хлористый натрий диссоциирует в растворе с образованием положительно заряженных ионов натрия

и отрицательно заряженных ионов хлора: NaCl ↔ Na^{+}+Cl^{-}, где NaCl – раствор хлористого натрия, Na^{+} – ион натрия, Cl^{-} – ион хлора.

Значительную часть во внутреннем растворе составляют калиевые соли белковых кислот, которые диссоциируют с образованием положительно заряженных ионов калия и отрицательно заряженных остатков белковой молекулы.

Внутри нейрона также содержатся ионы натрия и хлора (но в значительно меньшей концентрации, чем в наружном растворе, омывающем нервную клетку) примерно в 10 раз больше, чем во внутреннем растворе. Концентрация же ионов калия во внутреннем растворе больше, чем в наружном, приблизительно в 30 раз. Постоянство соотношения концентраций ионов натрия и калия в наружном и внутреннем растворах является необходимым условием нормальной работы нервной клетки. Это постоянство обеспечивается наличием мембраны нейрона, разделяющей наружный и внутренний растворы.

Мембрана нейрона обладает двумя свойствами:

- Свойством избирательной проницаемости, т.е. через ее поры проходят одни ионы и не проникают другие;
- способностью под действием некоторых факторов временно изменять характер своей проницаемости, т.е. мембрана может временно становиться проницаемой для тех ионов, которые обычно через нее не проходят.

В спокойном состоянии мембрана нейрона проницаема для ионов калия и непроницаема для ионов натрия. В связи с тем, что концентрация ионов калия внутри нейрона значительно больше, чем в наружном межтканевом растворе, ионы калия движутся из нейрона в наружный раствор. Концентрация же ионов натрия больше в наружном растворе, чем внутри нейрона, и они стремятся перейти из наружного раствора внутрь нейрона, но не могут проникнуть через мембрану. Уходящие из нейрона положительно заряженные ионы калия создают избыток катионов (ионы с положительным зарядом) на наружной поверхности мембраны. В то же время остающиеся внутри нейрона отрицательно заряженные белковые молекулы образуют избыток анионов (ионы с отрицательным зарядом) на внутренней поверхности мембраны нейрона. Таким образом, мембрана нейрона электрически заряжена (поляризована): внутренняя ее поверхность заряжена отрицательно относительно наружной поверхности.

Благодаря скоплению разноименных зарядов на наружной и внутренней поверхностях мембраны между внутренним и наружным растворами существует разность потенциалов (напряжение). Постоянная разность потенциалов между внутренней и наружной поверхностями мембраны нейрона носит название ***потенциал покоя.*** В условиях покоя он равен около 70 милливольт (70 мВ, или 0,07 Вольта).

Изменение проницаемости мембраны возбудимых клеток для ионов калия и натрия приводит к изменению разности потенциалов на мембране, к возникновению потенциалов действия и распространению импульсов по аксону.

Потенциал действия (ПД).
Природа потенциала действия

В нервной клетке на воздействия со стороны других нервных клеток возникают электрические сигналы – нервные импульсы, которые затем передаются другим клеткам. Происхождение нервного импульса связано со способностью мембраны нейрона под действием определенных факторов (химических или электрических) временно изменять характер ионной проницаемости. Нервный импульс возникает в результате уменьшения мембранного потенциала (деполяризации) начального участка аксона (аксонного холмика). При деполяризации аксона происходит кратковременное изменение проницаемости его мембраны: она становится проницаемой для ионов натрия. В связи с тем, что концентрация ионов натрия вне аксона больше, чем внутри его, то ионы натрия устремляются внутрь аксона. При этом чем больше деполяризация, тем больше ток ионов натрия внутрь аксона. Когда деполяризация мембраны аксона становится значительной и мембранный потенциал аксона уменьшается до некоторой критической величины, т.е. падает с –70 до –60 мВ, мембрана перестает препятствовать движению ионов натрия внутрь аксона. Раз ионы натрия заряжены положительно, то внутри аксона создается избыток положительно заряженных частиц и внутренняя поверхность мембраны аксона временно приобретает положительный заряд, в то время как наружная поверхность из-за избытка на ней теперь отрицательных частиц заряжается отрицательно. Таким образом, происходит изменение знака заряда на мембране по сравнению с условиями покоя. На какое-то мгновение между внутренней и наружной поверхностями мембраны возникает разность потенциалов в +50 мВ.

Повышенная проницаемость мембраны для ионов натрия сохраняется очень недолго – всего около 1 мс. Затем вновь происходит движение ионов калия из аксона в наружную межтканевую жидкость. Это движение положительно заряженных ионов калия из аксона длится около 5 мс и приводит к восстановлению мембранного потенциала до исходного уровня покоя (–70 мВ) с положительным зарядом на наружной и отрицательным на внутренней поверхности мембраны аксона.

Таким образом, критическое уменьшение потенциала покоя на мембране начального участка аксона приводит к кратковременному скачкообразному изменению мембранного потенциала на этом участке. Это кратковременное изменение мембранного потенциала носит название ***потенциала действия***, или ***нервного импульса.*** Его амплитуда равна примерно 120 мВ.

В составе потенциала действия различают четыре фазы:

1) деполяризация, т.е. исчезновение заряда клетки – уменьшение мембранного потенциала до нуля;

2) инверсия, т.е. изменение заряда клетки на противоположный, когда внутренняя сторона мембраны клетки заряжается положительно, а внешняя – отрицательно;

3) реполяризация, т.е. восстановление исходного заряда клетки, когда внутренняя поверхность клеточной мембраны снова заряжается отрицательно, а наружная – положительно;

4) следовая гиперполяризация – увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение к исходной величине.

Законы раздражения возбудимых тканей

Для возбуждения большинства клеток необходимо наличие внешнего раздражителя. Исключение составляют возбудимые структуры, обладающие свойством автоматии. *Раздражитель* – это любой внешний фактор, который при определенных условиях может вызывать возбуждение возбудимой структуры (клетки, органа).

1. Все раздражители, в зависимости от их силы, можно разделить на допороговые и пороговые, т.е. не вызывающие возбуждение и вызывающие его соответственно. Пороговые раздражители подразделяются на собственно пороговые и надпороговые. Среди надпороговых нередко выделяют такие раздражители, как максимальные, субмаксимальные и супермаксимальные.

2. Выделяют естественные и искусственные раздражители. Для любого нейрона естественным раздражителем является нервный импульс, т.е. потенциал действия (или группа потенциалов действия), приходящий к данному нейрону от других нейронов или рецепторов (например, квант света для фоторецепторов). Искусственным является раздражитель, идущий от лабораторного электростимулятора к скелетной мышце.

3. С биологической точки зрения, все раздражители делят на адекватные и неадекватные. Адекватные – это такие раздражители, которые в низких «дозах» способны вызвать возбуждение. В основном, это раздражители, к которым возбудимые структуры приспособились в процессе эволюции. Адекватные раздражители – это естественные раздражители.

Неадекватный раздражитель тоже способен вызвать возбуждение, но для этого он должен быть использован в больших «дозах». Обычно неадекватный раздражитель – это искусственный раздражитель.

4. По природе раздражители бывают физическими (электрический ток, электромагнитное излучение, тепловое воздействие, механическое воздействие и т.д.), химическими (различные химические соединения). Различают информационные раздражители, такие, как слова, символы, знаки, поэмы, кинофильмы, музыкальные фразы и другие способы передачи информации человеку от других людей, общества.

К настоящему времени существует четыре основных закона раздражения – закон силы, закон времени, закон градиента и закон полярного действия тока.

Объединенная формулировка закона силы, времени и градиента гласит: для того, чтобы раздражитель вызвал возбуждение, он должен быть:

1) достаточно сильным (закон силы);

2) достаточно длительным (закон времени);

3) достаточно быстро нарастать (закон градиента).

Если эти условия не соблюдаются, то возбуждения не происходит.

Закон силы. Чтобы возникло возбуждение, раздражитель должен быть достаточно сильным – пороговым или выше порогового. Под термином «порог» понимается минимальная сила раздражителя, которая способна вызвать возбуждение. Например, чтобы вызвать возбуждение нейрона при МП = –70 мВ и КУД (критический уровень деполяризации) = –50 мВ, пороговая сила раздражителя должна быть равной 20 мВ.

Таким образом, закон силы отражает основное условие, необходимое для генерации потенциала действия, – достижение критического уровня деполяризации.

На основании закона силы в физиологии применяется такое понятие, как порог раздражения. Под ним понимают минимальную силу раздражителя, способного вызвать возбуждение. Благодаря этому показателю оценивают возбудимость объекта и сравнивают его с другими возбудимыми объектами или оценивают изменение возбудимости во времени.

Закон времени, или зависимость пороговой силы раздражителя от времени его действия. Согласно этому закону, раздражитель, вызывающий возбуждение, должен быть достаточно длительным, т.е. для того, чтобы вызвать возбуждение, он должен воздействовать на ткань не меньше некоторого минимального времени. В определенном диапазоне пороговая сила раздражителя находится в обратной (гиперболической) зависимости от длительности его действия: чем меньше по времени действует на ткань раздражитель, тем выше должна быть его пороговая сила, необходимая для инициации возбуждения.

В целом, закон времени отражает важную закономерность: для достижения критического уровня деполяризации необходимо определенное количество энергии, чтобы довести деполяризацию мембраны до критического уровня. Если этой энергии недостаточно, то возбуждение не произойдет.

Закон градиента. Для того, чтобы раздражитель вызвал возбуждение, он должен нарастать (по силе) достаточно быстро. Если раздражитель нарастает медленно, то из-за развития аккомодации, т.е. инактивации натриевых каналов, порог раздражения возрастает, поэтому для инициации возбуждения величина стимула должна быть больше, чем если бы он нарастал мгновенно.

Закон градиента подтверждает важное положение мембранной теории электрогенеза о том, что при достаточно длительном воздействии подпороговых раздражителей может происходить инактивация натриевых каналов, что отражается в снижении критического уровня деполяризации.

Значение закона градиента выходит за рамки физиологии – технологии применения лекарственных средств, а также различных оздоровительных и профилактических методик, включая закаливающие процедуры,

основаны на обязательном учете данной закономерности. Чтобы получить выраженный лечебный эффект, лекарственный препарат должен быть использован сразу же в пороговой дозе. Наоборот, чтобы получить оздоровительный эффект от закаливающих процедур, их продолжительность и интенсивность воздействия должны нарастать постепенно.

Закон полярного действия тока используется на практике: если требуется заблокировать проведение возбуждения по нерву (болевая рецепция), то можно использовать постоянный ток, при этом в области расположения анода возбудимость будет снижена, что приведет к блоку проведения возбуждения.

Явление парабиоза Н.Е. Введенского. Исследуя изменение возбудимости нервного волокна в месте повреждения, Н.Е. Введенский в начале XX века установил, что в этом месте меняется возбудимость, что отражается на процессах проведения возбуждения по нерву. Работая с нервно-мышечным препаратом лягушки, он показал, что до повреждения имеют место нормальные силовые отношения: чем выше сила раздражителя, наносимого на седалищный нерв, тем больше величина сокращения икроножной мышцы. Если между местом раздражения нерва и мышцей создать очаг повреждения (например, новокаином), то ответ мышцы на раздражитель меняется. Вначале наблюдается уравнительная фаза – сила мышечного сокращения не зависит от силы раздражителя. По мере углубления повреждения развивается парадоксальная фаза – слабые раздражители вызывают небольшое сокращение мышцы, а сильные – не способны вообще вызвать ответ мышцы. Наконец, наблюдается тормозная фаза, при которой любые по силе раздражители не способны вызывать сокращение мышцы. Удаление повреждающего агента приводит к постепенному восстановлению нормальных силовых отношений при раздражении нерва до очага повреждения. Н.Е. Введенский придавал большое значение открытому им явлению, назвав его парабиозом (около жизни). После создания мембранной теории электрогенеза стало очевидным, что явления, описанные Н.Е. Введенским, связаны с инактивацией натриевых каналов аксонов, входящих в состав седалищного нерва. Эта инактивация вызывалась повреждающим агентом (гиперкалиевым раствором) и усиливалась проходящими через очаг повреждения потенциалами действия. Таким образом, явление парабиоза Н.Е. Введенского указывает на то, что в процессе возбуждения возбудимость клетки может существенно изменяться, а характер этого изменения определяется исходным функциональным состоянием клетки. В последующем исследователи высшей нервной деятельности обратили внимание на то, что при некоторых состояниях мозга (в том числе при засыпании и просыпании), судя по соотношению «сила раздражителя–величина ответа», также наблюдаются явления, подобные явлению парабиоза Н.Е. Введенского. Поэтому учение о парабиозе Н.Е. Введенского широко используется в области физиологии и патологии ВНД.

Тема 8
ФИЗИОЛОГИЯ СИНАПСОВ. НЕРВНЫЙ ЦЕНТР

Общая физиология синапса

Термины «синапс» и «синаптическая передача» были введены в физиологию Ч. Шеррингтоном в 1897 году. Исследуя деятельность ЦНС, он предположил, что между собой нейроны сообщаются с помощью специального синаптического механизма. *Синапс* – это морфофункциональное образование ЦНС, которое обеспечивает передачу сигнала с нейрона на другой нейрон или с нейрона на эффекторную клетку (рис. 11). Все синапсы ЦНС можно классифицировать следующим образом.

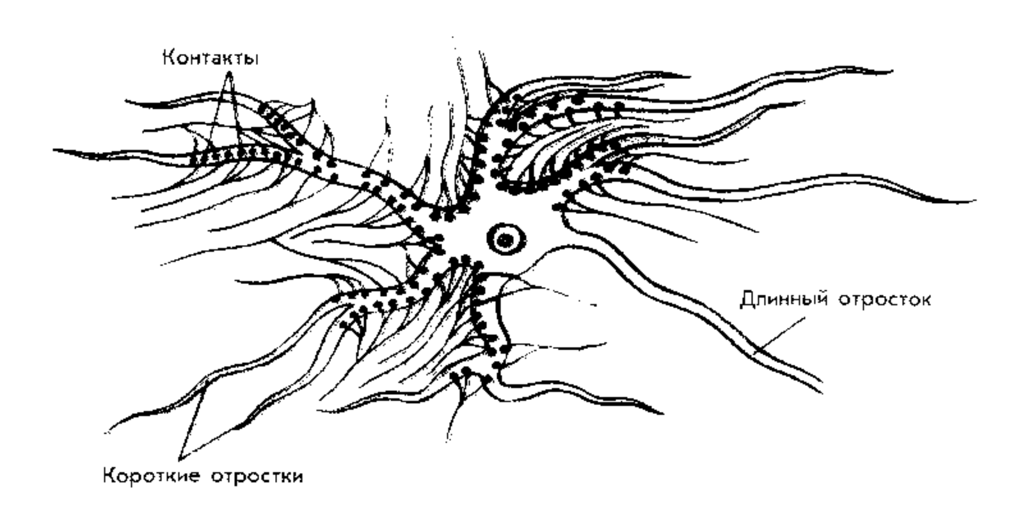


Рис. 11. Расположение контактов на нейроне.

1. По локализации – центральные (головной и спинной мозг) и периферические (нервно-мышечный, нейро-секреторный, синапс вегетативной нервной системы). Центральные синапсы можно, в свою очередь, разделить на: аксо-аксональные, аксо-дендритические (дендритные), аксо-соматические, дендро-дендритические, дендро-соматические и т.п.

2. По развитию в онтогенезе – стабильные (например, синапсы дуг безусловного рефлекса) и динамичные, появляющиеся в процессе индивидуального развития.

3. По конечному эффекту – тормозные (тормозящие) и возбуждающие.

4. По механизму передачи сигнала – электрические, химические, смешанные.

Химические синапсы можно классифицировать по:

а) форме контакта – терминальные (колбообразные соединения) и проходящие (варикозные расширения аксона);

б) природе медиатора – холинергические (медиатор – ацетилхолин), адренергические (норадреналин, в отдельных случаях адреналин),

дофаминергические (дофамин), серотонинергические (серотонин), ГАМК-ергические (медиатор – гамма-аминомасляная кислота), глицинергические (глицин), глютаматергические (глютамат), пептидергические (медиатор – пептиды), пуринергические (медиатор – АТФ), азотергические (медиатор – оксид азота NO) и другие.

Электрические синапсы (эфапсы). В основном они локализованы в стволе мозга, в том числе они обнаружены между нейронами мезенцефального ядра тройничного нерва, а также между нейронами вестибулярного ядра Дейтерса и ядер нижней оливы в продолговатом мозге. С точки зрения морфологии электрический синапс представляет собой щелевидное образование с ионными мостиками-каналами между двумя контактирующими клетками. Петли тока, при наличии потенциала действия (ПД), почти беспрепятственно проходят через такой щелевидный контакт и возбуждают, т.е. индуцируют, генерацию ПД в соседней клетке. В целом, синапсы обеспечивают очень быструю передачу возбуждения. Но в то же время с помощью этих синапсов нельзя обеспечить одностороннее проведение, т.к. большая часть таких синапсов обладает двусторонней проводимостью. Кроме того, с их помощью нельзя вызывать торможение эффекторной клетки.

Аналогом электрического синапса в гладких мышцах и в сердечной мышце являются щелевые контакты типа нексуса.

Химические синапсы представляют собой окончания аксона (терминальные синапсы) или его варикозную часть (проходящие синапсы).

Химический синапс состоит из трех компонентов (или элементов): пресинаптической части, постсинаптической части и синаптической щели. В пресинаптической части содержится медиатор, который под влиянием нервного импульса выделяется в синаптическую щель и, связываясь с рецепторами в постсинаптической части, вызывает ряд физиологических эффектов, в том числе изменение ионной проницаемости постсинаптической мембраны, что приводит к ее деполяризации (в возбуждающих синапсах) или гиперполяризации (в тормозных синапсах).

Пресинаптическая часть представляет собой расширенную конечную часть аксона. В ней содержатся митохондрии, агранулярная эндоплазматическая сеть, нейрофиламенты, нейротрубочки и синаптические пузырьки диаметром 20–65 нм, в которых находится нейромедиатор.

Постсинаптическая часть представлена постсинаптической мембраной, содержащей синаптические рецепторы (мембранные рецепторы), связывающиеся с нейромедиатором. Мембрана утолщена за счет скопления под ней плотного филаментозного белкового материала.

Синаптическая щель – ее ширина варьирует от 20–30 нм до 50 нм.

Любой химический синапс, независимо от природы медиатора и хеморецептора, активируется под влиянием потенциала действия, распространяющегося к пресинапсу от тела нейрона. Под влиянием потенциала

действия происходит деполяризация пресинаптической мембраны, что повышает проницаемость кальциевых каналов пресинаптической мембраны и приводит к увеличению входа в пресинапс ионов Ca^{2+}. В ответ на это происходит высвобождение (выход из пресинапса) 100–200 порций (квантов) медиатора, что осуществляется путем экзоцитоза. Выйдя в синаптическую щель, медиатор взаимодействует со специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Активированные медиатором рецепторы непосредственно регулируют проницаемость ионных каналов постсинаптической мембраны. Взаимодействие медиатора с постсинаптическими рецепторами изменяет ионную проницаемость. В синапсах, в которых осуществляется возбуждение постсинаптической структуры, обычно происходит повышение проницаемости для ионов Na^{+} или Ca^{2+}, что вызывает деполяризацию постсинаптической мембраны. Эта деполяризация получила название возбуждающего постсинаптического потенциала (или ВПСП). Если его величина достигает критического уровня деполяризации, то во внесинаптических областях генерируется ПД. В тормозных синапсах в результате взаимодействия медиатора с рецепторами, наоборот, происходит гиперполяризация (за счет, например, увеличения проницаемости для ионов калия и хлора). Этот вид изменения мембранного потенциала получил название тормозного постсинаптического потенциала (или ТПСП). В гиперполяризованном состоянии клетка снижает свою возбудимость и благодаря этому прекращает отвечать на внешние раздражители или уменьшает спонтанную активность.

Одновременно выделившийся в синаптическую щель медиатор может взаимодействовать с рецепторами, расположенными на пресинаптической мембране. Таким способом регулируется интенсивность последующего высвобождения медиатора, т.е. процесс экзоцитоза. Это получило название антидромного эффекта (или явления обратной связи).

После каждого цикла проведения нервного импульса медиатор разрушается с участием специфического фермента и подвергается удалению. Одновременно происходит обратный захват медиатора (например, норадреналина) или продуктов его расщепления в пресинаптическую либо в постсинаптическую структуру.

Синтез медиатора совершается в пресинаптическом элементе, куда из крови или спинно-мозговой жидкости попадают исходные продукты (предшественники медиаторов) и ферменты, необходимые для его синтеза. Ферменты образуются в соме нейрона и по аксону, примерно со скоростью 6 мм/сутки, транспортируются в пресинаптическое окончание аксона, где используются в процессе синтеза медиатора. Угнетение активности этих ферментов фармакологическим путем может привести к истощению запасов медиатора в синапсе и снижению его функциональной способности. Затем образовавшийся медиатор путем активного транспорта вводится в синаптические везикулы (мелкие везикулы).

Синтез нейропептидов происходит подобно синтезу пептидных гормонов. Первоначально крупные аминокислотные последовательности образуются на рибосомах и помещаются в эндоплазматический ретикулюм. В цистернах аппарата Гольджи осуществляется протеолитический процесс расщепления крупных полипептидов на фрагменты с образованием активных пептидов, которые включаются в отпочковавшиеся крупные везикулы. Разные пептидные фрагменты могут оказаться в различных везикулах, которые транспортируются в нервные окончания нейрона. Синтез и упаковка в везикулы классических медиаторов и нейропептидов в нейроне происходят параллельно. Поэтому из его нервных окончаний освобождаются несколько различных медиаторов.

В основе освобождения медиатора из синапса лежит процесс экзоцитоза, который представляет собой разновидность активного транспорта, предназначенного в живых системах для выделения в окружающую среду гормонов, медиаторов, модуляторов и других веществ.

В роли медиатора выступают десятки и даже сотни химических веществ. Для того чтобы назвать вещество медиатором, используют следующие критерии: 1. Вещество выделяется из клетки при ее активации. 2. В клетке имеются ферменты для синтеза данного вещества. 3. В соседних клетках имеются белки-рецепторы, активируемые данным медиатором. 4. Фармакологический (экзогенный) аналог имитирует действие медиатора. Наряду с медиаторами в синапсе есть модуляторы, т.е. вещества, которые прямо не участвуют в процессе передачи сигнала от нейрона к нейрону, но могут, однако, этот процесс существенно усиливать или ослаблять.

Локализация медиаторов и соответствующих нейронов в ЦНС

В разных отделах ЦНС расположены нейроны, имеющие различные медиаторы.

Ацетилхолин является медиатором альфа-мотонейронов спинного мозга и ствола (их аксоны заканчиваются нервно-мышечным синапсом), нейронов коры больших полушарий, ретикулярной формации мозга, преганглионарных нейронов вегетативной (симпатической и парасимпатической) нервной системы, ганглионарных нейронов парасимпатической нервной системы, а также нейронов сетчатки.

Дофамин является медиатором нейронов, сконцентрированных в среднем мозге (черная субстанция, покрышка мозга), в гипоталамусе, в симпатических ганглиях и в сетчатке. Аксоны дофаминергических нейронов достигают нейронов базальных ганглиев, лимбической системы, коры больших полушарий.

Норадреналин является медиатором нейронов, локализованных в голубом пятне ствола мозга (с проекцией в кору мозга, гипоталамус, мозжечок, спинной мозг), а также ганглионарных нейронов симпатической нервной системы.

Серотонин является медиатором серотонинергических нейронов, локализованных, главным образом, в ядрах шва ствола мозга (проекция аксонов в кору головного мозга, гипоталамус, мозжечок, спинной мозг) и в сетчатке.

Гистамин является медиатором нейронов сосцевидных телец гипоталамуса. Аксоны гистаминергических нейронов проецируются в кору мозга, таламус, базальные ганглии, мозжечок, спинной мозг.

Глютамат является медиатором возбуждающих нейронов, локализованных в различных отделах коры больших полушарий, в таламусе, базальных ганглиях, мозжечке, гипоталамусе, стволе мозга, спинном мозге, а также в сетчатке.

Глицин является медиатором тормозных нейронов, расположенных главным образом в спинном мозге и сетчатке.

ГАМК является медиатором тормозных нейронов коры мозга, мозжечка, ствола мозга, спинного мозга (совместно с глицином) и сетчатки.

АТФ является медиатором возбуждающих нейронов уздечки головного мозга, спинного мозга, афферентных нейронов, а также симпатических нейронов.

В последние годы в ЦНС выявлено большое число нейроактивных пептидов. Так же, как и медиаторы (нейротрансмиттеры), пептиды идентифицируются как нейроактивные вещества. Для них характерна следующая локализация в ЦНС. Субстанция Р – головной мозг, окончания афферентных нейронов в ноцицептивной системе. Вазопрессин, окситоцин – задний гипофиз, продолговатый мозг, спинной мозг. Кортиколиберин – медиальное возвышение гипоталамуса и другие отделы мозга. Тиреолиберин – гипоталамус, сетчатка. Соматолиберин – гипоталамус. Соматостатин – гипоталамус и другие отделы мозга, желатинозная субстанция, сетчатка. Эндорфины – гипоталамус, таламус, ствол мозга, сетчатка. Нейротензин – гипоталамус, сетчатка. Гастрин – гипоталамус, продолговатый мозг. Глюкагон – гипоталамус, сетчатка. Мотилин – нейрогипофиз, кора мозга, мозжечок. Секретин – гипоталамус, таламус, обонятельная луковица, ствол мозга, кора мозга, перегородка, гиппокамп, стриатум.

Принцип Дейла. Английский нейрофизиолог, работавший в 1930–1950-е годы, Дж. Дейл сформулировал принцип «Один нейрон – один медиатор». Он полагал, что каждый нейрон выделяет один и тот же медиатор из всех своих (даже далеко удаленных) нервных окончаний. Доказательством тому служили данные о том, что медиатор ацетилхолин выделяется как из окончаний длинного аксона, который альфа-мотонейрон посылает к скелетной мышце, так и из короткого ответвления, которое, не покидая спинного мозга, активирует клетку Реншоу. Однако уже в 1960–1980-е годы было показано, что выделение многих классических медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, ГАМК) сопровождается одновременным высвобождением веществ – комедиаторов (нейропептидов). Например, в парасимпатических окончаниях одновременно с ацетилхолином выделяется

вазоактивный интестинальный пептид. При этом медиатор обычно оказывает быстрое действие, а комедиатор – медленное или даже только модулирующее. Поэтому было предложено правило Дейла видоизменить: «Один нейрон – один быстрый медиатор».

Анализ тормозной передачи в спинном мозге вскоре заставил пересмотреть и это положение. Оказалось, что в большинстве тормозных синапсов спинного мозга одновременно из одного нейрона выделяются две быстрые тормозные аминокислоты – ГАМК и глицин. Новая редакция принципа Дейла стала звучать так: «Один нейрон – один быстрый синаптический эффект». В 1999 году были получены данные о том, что в спинном мозге из одного нейрона может выделяться быстрый тормозной медиатор (ГАМК) и быстрый возбуждающий медиатор (АТФ). Таким образом, можно полагать, что число и вид медиаторов, а также комедиаторов и модуляторов в синапсе может быть различным.

Нарушение продукции медиатора – достаточно распространенное явление среди людей. При этом основные симптомы, наблюдаемые в условиях дефицита медиатора, определяются его функцией. Так, при нарушении синтеза ацетилхолина развивается миастения и старческая деменция (болезнь Альцгеймера). Нарушение продукции дофамина вызывает развитие болезни Паркинсона и шизофрении. При нарушении продукции норадреналина и серотонина наблюдаются депрессии, галлюцинации, нарушения сна. Снижение выработки гистамина вызывает вегетативные нарушения, а глютамата – эпилепсию, моторные нарушения, нарушения памяти, дегенеративные нарушения; глицина – судорожный синдром; ГАМК – хорею, судорожный синдром, депрессию; АТФ – нарушение болевой чувствительности, сосудистые расстройства; аденозина – судорожные состояния.

Свойства химических синапсов

Механизм функционирования химических синапсов обеспечивает реализацию ряда свойств, характерных для ЦНС.

1. Односторонняя проводимость – одно из важнейших свойств химического синапса. Морфологическая и функциональная асимметрия синапса является предпосылкой для существования односторонней проводимости.

2. Наличие синаптической задержки: для того, чтобы в ответ на генерацию ПД в области пресинапса выделился медиатор и произошло изменение постсинаптического потенциала (ВПСП или ТПСП), требуется определенное время (синаптическая задержка). В среднем ее продолжительность составляет 0,2–0,5 мс. Это очень короткий промежуток времени, но когда речь идет о рефлекторных дугах (нейронных сетях), состоящих из множества нейронов и синаптических связей, это латентное время суммируется и превращается в ощутимую величину, достигающую 300–500 мс. В ситуациях, встречающихся на автомобильных дорогах, это время оборачивается трагедией для водителя или пешехода.

3. Благодаря синаптическому процессу нервная клетка, управляющая данным постсинаптическим элементом (эффектором), может оказывать возбуждающее воздействие или, наоборот, тормозное.

4. В синапсах существует явление отрицательной обратной связи – антидромный эффект. То есть выделяемый в синаптическую щель медиатор может регулировать выделение следующей порции медиатора из этого же пресинаптического элемента путем воздействия на специфические рецепторы пресинаптической мембраны.

5. Эффективность передачи в синапсе зависит от интервала следования сигналов через синапс. Если этот интервал до некоторых пор уменьшать (учащать подачу импульса по аксону), то на каждый последующий ПД ответ постсинаптической мембраны (величина ВПСП или ТПСП) будет возрастать (до некоторого предела). Это явление облегчает передачу в синапсе, усиливает ответ постсинаптического элемента (объекта управления) на очередной раздражитель; оно получило название «облегчение», или «потенциация». В основе его лежит накопление кальция внутри пресинапса.

Если частота следования сигнала через синапс очень большая, то из-за того, что медиатор не успевает разрушиться или удалиться из синаптической щели, возникает стойкая деполяризация или катодическая депрессия – снижение эффективности синаптической передачи. Это явление называется депрессией.

Если через синапс проходит много импульсов, то в конечном итоге постсинаптическая мембрана может уменьшить ответ на выделение очередной порции медиатора. Это называется явлением десенситизации – утратой чувствительности. В определенной мере десенситизация похожа на процесс рефрактерности (утрата возбудимости).

Синапсы подвержены процессу утомления. Возможно, что в основе утомления, т.е. временного падения функциональных возможностей синапса, лежат такие процессы, как а) истощение запасов медиатора, б) затруднение выделения медиатора, в) десенситизация постсинаптических рецепторов. С этой точки зрения утомление в синапсах можно рассматривать как интегральный показатель их функционирования.

Свойства нервных центров

Нервный центр – совокупность структур центральной нервной системы, координированная деятельность которых обеспечивает регуляцию отдельных функций организма или определенный рефлекторный акт. Нервные центры имеют ряд общих свойств, что во многом определяется структурой и функцией синаптических образований.

1. Одностороннее проведение возбуждения. В ЦНС – в ее нервных центрах, внутри рефлекторной дуги и нейронных цепей – возбуждение идет в одном направлении – от пресинаптической мембраны к постсинаптической, т.е. вдоль рефлекторной дуги от афферентного нейрона к эфферентному.

Это связано со свойствами синапсов: для химических – с выработкой медиаторов в пресинаптической части синапса, диффузией их через синаптическую щель к хеморецепторам постсинаптической мембраны, а для большинства электрических синапсов – с полупроводниковыми свойствами их синаптических мембран. Это организует деятельность ЦНС и является одним из принципов координационной деятельности ЦНС.

2. Замедление проведения возбуждения в нервных центрах. Замедление проведения возбуждения по нервным центрам получило название *центральной задержки*. Она обусловлена медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так как затрачивается время на следующие процессы: выделение медиатора из пресинаптических везикул, трансфузия его через синаптическую щель к постсинаптической мембране и генерация возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП). При этом истинная синаптическая задержка (до начала генерации ВПСП) составляет 0,5 мс, а вместе со временем генерации ВПСП она достигает 1,5–2,5 мс.

3. Суммация возбуждения и суммация торможения. Принято выделять два вида суммации – временную и пространственную.

Временная, или последовательная, суммация проявляется в том, что в области постсинаптической мембраны происходит суммация следов возбуждения во времени, т.е. на нейроне в области его аксонного холмика происходит интеграция событий, разыгрывающихся на отдельных участках мембраны нейрона на определенном отрезке времени.

Пространственная суммация возбуждения проявляется в суммировании на аксонном холмике нейрона постсинаптических потенциалов, которые возникают одновременно в различных точках этого нейрона в ответ на приходящие от других нейронов потенциалы действия.

В ЦНС имеет место сочетание двух видов суммации возбуждения (временной и пространственной).

4. Явление окклюзии (или закупорки). Это явление было открыто Ч. Шеррингтоном. Оно отражает эффект взаимодействия между собой двух импульсных потоков, при котором имеет место взаимное угнетение рефлекторных реакций: *суммарная ответная реакция (рефлекс), вызываемая одновременным воздействием двух потоков, меньше, чем сумма двух реакций, возникающих при действии каждого из этих двух потоков в отдельности*. Согласно Ч. Шеррингтону, явление окклюзии объясняется перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными звеньями двух взаимодействующих рефлексов. Ч. Шеррингтон считал, что явление окклюзии, или закупорки, отражает характерный для ЦНС принцип конвергенции – схождения афферентных путей на одном теле эфферентного нейрона. Явление окклюзии используют в физиологических экспериментах для определения общего звена для двух путей распространения импульсов. Если имеется общее звено, то одновременное раздражение двух путей с максимальной интенсивностью вызывает ответ меньшей интенсивности,

чем сумма ответов, получаемых при раздельном раздражении этих путей стимулами той же интенсивности.

5. Явление облегчения проявляется в том, что при совместном раздражении рецептивных полей двух рефлексов наблюдается усиление реакций организма на действие двух раздражителей одновременно. То есть суммарная реакция выше суммы реакции при изолированном раздражении каждого из этих рецептивных полей. Явление облегчения объясняется тем, что часть общих для обоих рефлексов нейронов возбуждается лишь при совместном действии двух потоков импульсов, в то время как при изолированном действии эти нейроны в силу низкой возбудимости не активируются. Подобно явлению окклюзии, явление облегчения демонстрирует наличие конвергентных процессов в ЦНС.

6. Трансформация ритма возбуждения заключается в способности нейрона изменять ритм приходящих импульсов. Особенно четко проявляется свойство трансформации ритма при раздражении афферентного волокна одиночными импульсами. На такой импульс нейрон отвечает пачкой импульсов. Трансформация ритма возбуждения может происходить: 1) за счет возникновения длительного ВПСП, на фоне которого генерируется подряд несколько спайков (подобное явление характерно, например, для тормозных клеток Реншоу); 2) за счет следовых колебаний мембранного потенциала, которые могут возникнуть в ответ на приходящий импульс. Если величина этих колебаний всякий раз достигает критического уровня деполяризации, то каждому такому колебанию будет соответствовать возникновение вторичного ПД.

7. Последействие заключается в том, что реакция нейрона (в виде генерации одиночных ПД или пачек ПД) на приходящий к нему импульс продолжается длительное время. В основе этого эффекта лежат два механизма. Первый связан с наличием длительного ВПСП, возникающего в ответ на приходящий к нейрону импульс (подобная ситуация характерна и для явления трансформации ритма возбуждения). Это явление называется фасилитацией (облегчением). Второй механизм связан с наличием в ЦНС своеобразных «ловушек возбуждения», по которым происходит длительная (в течение нескольких минут или нескольких часов) циркуляция потока импульсов. Итальянский исследователь Лоренто де Но, обнаруживший это явление еще в 1938 г., назвал его реверберацией нервных импульсов, или циркумдукцией. Он полагал, что на небольшом участке нервных цепей создаются условия для непрерывного кольцевого движения импульсов от одного нейрона ко второму, от него к третьему, а затем вновь к первому нейрону. Внешним выражением непрерывной циркуляции и является длительное последействие. Явление реверберации играет важную роль в деятельности ЦНС. Механизм консолидации, т.е. перевод информации из кратковременной памяти в долговременную, происходит с участием механизма реверберации.

8. Высокая утомляемость нервных центров. Это свойство характерно для нейронных цепей, в том числе для рефлекторных дуг. С одной стороны, оно проявляется в том, что в нейронных цепях, как и в других системах, может развиваться утомление, которое проявляется в постепенном снижении рефлекторного ответа при продолжительном раздражении афферентных нейронов. С другой стороны, для объединений нейронов (центров, рефлекторных дуг) характерна высокая скорость развития утомления. Развитие утомления в рефлекторной дуге является результатом нарушения передачи возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при длительном возбуждении уменьшаются запасы медиатора в окончаниях аксонов, падает чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны, понижаются энергетические ресурсы нервной клетки.

Помимо высокой утомляемости для нервных центров характерна также высокая чувствительность к гипоксии, т.е. низкому содержанию кислорода и к ряду нейротропных веществ: нервным ядам, наркотикам, алкоголю, ганглиоблокаторам, антидепрессантам, психостимуляторам, транквилизаторам. Все эти факторы существенно нарушают деятельность отдельных нейронов, входящих в нервный центр, а также нарушают деятельность нейронного объединения в целом. В процессе эволюции были выработаны механизмы защиты, позволяющие создать стабильную среду для деятельности нейронов. Одним из них является гематоэнцефалический барьер, строго регулирующий транспорт различных веществ из крови в мозг.

9. Тонус нервных центров. Для многих нервных центров характерна фоновая активность, т.е. генерация нервных импульсов с определенной частотой на протяжении длительного времени. Такая активность обусловлена постоянным возбуждением афферентного нейрона благодаря непрерывному раздражению сенсорных рецепторов. Например, тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприорецепторов – чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слабое возбуждение от центров по эфферентным волокнам передается мышцам, которые всегда находятся в состоянии некоторого сокращения. Перерезка афферентных или эфферентных волокон приводит к потере мышечного тонуса. Тоническая активность характерна для многих центров, в том числе для центров, регулирующих деятельность сердца и сосудов. В целом, тонус нервных центров обеспечивает постоянную импульсацию к соответствующим периферическим системам, а также постоянное межцентральное взаимодействие.

10. Пластичность нервных центров. Согласно представлениям И.П. Павлова, П.К. Анохина и др., пластичность нервных центров – это их способность к перестройке функциональных свойств и функций под влиянием длительных внешних воздействий или при очаговых повреждениях мозга. Посттравматическая пластичность нейронных объединений выполняет компенсаторную (восстановительную) функцию, а пластичность,

вызванная длительным афферентным раздражением, – приспособительную функцию. Например, для процесса обучения пластичность нейронных объединений является необходимым условием, т.е. его рабочим механизмом. В целом, благодаря свойству пластичности, нервный центр может существенно модифицировать течение рефлекторных реакций. И.П. Павлов считал кору больших полушарий высшим регулятором пластических перестроек в ЦНС. В настоящее время показано, что пластичностью обладают все нейроны ЦНС, но наиболее сложные формы пластичности характерны только для нейронов коры большого мозга. Пластичность нервных центров обеспечивает возможность обучения, в том числе возможность выработки условных рефлексов. Это означает, что пластичность нейронных объединений в конечном итоге обеспечивает адаптацию организма к различным внешним условиям.

Тема 9
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

Анализатором, или сенсорной системой, называют часть нервной системы, состоящую из рецепторов, центральных нервных клеток и связывающих их нервных волокон. Анализаторы представляют собой системы входа информации в мозг и анализа этой информации. Работа любого анализатора начинается с восприятия рецепторами внешней для мозга физической или химической энергии, трансформации её в нервные сигналы и передача их в мозг через цепи нейронов.

Учение об анализаторах было создано И.П. Павловым. Он впервые рассмотрел анализатор как единую систему, включающую рецепторный (периферический) отдел, афферентные нейроны и проводящие пути (проводниковый отдел) и участки коры, воспринимающие афферентные сигналы (центральный отдел анализатора). Опыты с удалением участков коры привели Павлова к заключению о наличие в корковом отделе анализатора первичных проекционных (ядерных) зон и так называемых рассеянных элементов, анализирующих поступающую информацию вне ядерной зоны.

При исследовании функции анализаторов используются различные экспериментальные и клинические методы. Но в последние годы все большее распространение получает моделирование и протезирование сенсорных функций. Например, протезирование у слепых людей путем создания в зрительной коре различных сочетаний точечных возбуждений от локального электрического раздражения. Изображение воспринимается миниатюрной телекамерой, а сложная система из нескольких сот точечных электродов помещается на затылке, и позволяет слепому различать простейшие изображения.

Общие принципы строения анализаторов

• Многослойность обусловлена наличием нескольких слоев нервных клеток, первый из которых связан с рецепторами, а последний с клетками коры. Между собой они связаны проводящими путями. Такое строение обеспечивает возможность специализации различных слоев на переработку отдельных видов информации.

• Многоканальность означает наличие в каждом из слоев нервных элементов, связанных со множеством элементов следующего слоя. Наличие множества каналов обеспечивает надежность и точность анализа.

• Наличие сенсорных воронок (т.е. неодинаковое число элементов) в соседних слоях. Пример расширяющейся воронки: число нейронов в зрительной коре в несколько раз больше, чем в подкорке или на выходе сетчатки. Пример суживающейся воронки: число палочек и колбочек в сетчатке в десятки раз больше, чем в ганглиозных клетках. Физиологический смысл суживающихся воронок заключается в уменьшении информации, передаваемой в мозг, а расширяющихся - в обеспечении более подробного и сложного анализа сигналов.

• Дифференциация анализаторов по вертикали и горизонтали. Дифференциация анализаторов по вертикали заключается в образовании отделов: различают периферический, проводниковый и корковый отделы. Дифференциация по горизонтали заключается в различных свойствах рецепторов, нейронов и связей между ними в пределах каждого слоя.

• Принцип двойственной проекции заключается в наличии первичных и вторичных проекционных зон, которые окружены ассоциативными нейронами. Этот принцип связан с многоканальностью.

• Принцип обратной связи обусловлен наличием в сенсорных системах восходящих и нисходящих путей.

• Принцип фильтрации информации определяет поступление в кору лишь наиболее важной информации.

Функции анализаторов

Анализаторы выполняют следующие функции: обнаружение сигналов; различение сигналов; передача и преобразование сигналов; кодирование поступающей информации; детектирование признаков сигналов; опознание образов.

Обнаружение сигналов. Разнообразные раздражители классифицируются, прежде всего, по модальности, то есть по той форме энергии, которую они передают: механические, тепловые, световые и др. Кроме того, они делятся на адекватные и не-адекватные. Разница в них заключается в том, что их пороговая интенсивность различается в десятки раз.

Рецепторы представляют собой специализированные образования, предназначенные для преобразования энергии различных раздражителей в нервный импульс. Поэтому рецепторы отличаются от других клеток.

Энергия раздражителя служит лишь стимулом к запуску процессов, которые совершаются за счет потенциальной энергии самой рецепторной клетки. Рецепторная клетка после этих образований обладает электрической энергией, передаваемой другим клеткам.

По характеру взаимодействия раздражителей рецепторы делят на экстро-, интеро- и проприорецепторы. Экстерорецепторы воспринимают раздражители внешних агентов. К ним относятся высокоспециализированные рецепторы органов слуха, зрения, обоняния, вкуса, осязания. Для них характерна высокая специализация, то есть высокая избирательная чувствительность к адекватному раздражителю – это так называемый закон специфической энергии Мюлллера. Обладая высокой специфичностью, они могут реагировать и на неадекватные стимулы, но очень большой силы. Поэтому принято считать экстерорецепторы мономодальными. Интерорецепторы воспринимают сигналы от внутренних органов. Они являются в основном полимодальными, то есть, способны реагировать на температурные, химические и механические раздражители. У полимодальных рецепторов разница в порогах раздражителей не столь ярко выражена, как у мономодальных. Проприорецепторы – это рецепторы опорно-двигательного аппарата. В настоящее время их относят к интерорецепторам.

Наиболее удобная классификация рецепторов осуществляется в зависимости от модальности воспринимаемых ими раздражителей:

- механорецепторы приспособлены к восприятию механического стимула. Они делятся на рецепторы кожи, сердечнососудистой системы, внутренних органов, опорно-двигательного аппарата и акустической системы. Механорецепторы представляют периферические отделы сомато-сенсорного, мышечного, слухового и вестибулярного анализаторов;
- терморецепторы, воспринимают температурные раздражители. Они объединяют терморецепторы кожи и внутренних органов, а также центральные терморецепторы. Терморецепторы делятся на холодовые и тепловые. У некоторых позвоночных (гремучих змей) существуют специальные терморецепторы, воспринимающие инфракрасное излучение;
- хеморецепторы образуют периферические отделы обонятельного и вкусового анализаторов, а также входят в состав висцерального анализатора;
- фоторецепторы воспринимают световую энергию и образуют периферическую часть зрительного анализатора;
- электрорецепторы чувствительны к действию электромагнитных колебаний. Присутствуют у костистых рыб и некоторых амфибий;
- болевые или ноцицептивные рецепторы воспринимают болевые раздражения. Но наряду со специализированными окончаниями болевые стимулы могут восприниматься другими рецепторными клетками.

На основании чувствительности к адекватным раздражителям рецепторы делятся на первичные и вторичные. У первичных или первичночувствующих рецепторов раздражитель действует непосредственно на периферические-

ский отросток сенсорного нейрона. Этот нейрон находится на периферии и представляет собой преобразованный в ходе эволюции биполярный нейрон, с хорошо развитым дендритом и длинным аксоном, который передает возбуждение в центральную нервную систему. У позвоночных они представлены тканевыми рецепторами, терморецепторами и обонятельными клетками. Вторичные или вторичночувствующие рецепторы являются такими рецепторами, у которых между окончаниями сенсорного нейрона и раздражителем находится дополнительная клетка ненервного происхождения. Она получила название рецептирующей клетки. Возбуждение, возникающее в этой клетке, передается через синапс на сенсорный нейрон, то есть сенсорный нейрон возбуждается опосредовано. Рецептирующие клетки не имеют ни центральных, ни периферических отростков, а восприятии стимула осуществляется с помощью жгутикообразных волосков. Ко вторичным рецепторам относятся волосковые клетки внутреннего уха, рецепторные клетки вкусовых луковиц и фоторецепторы глаза.

В рецепторах происходит преобразование сигналов. Механизм преобразования различен в первичных и вторичных рецепторах. В первичных рецепторах преобразование начинается со взаимодействия раздражителя с мембраной рецептора. В результате этого взаимодействия происходит изменение проницаемости мембраны, открываются натриевые и кальциевые каналы, возникают токи через мембрану и это приводит к возникновению рецепторного потенциала. Ионы движутся через эти каналы по градиенту концентрации. В случае деполяризации происходит открытие каналов, в случае гиперполяризации – закрытие их. Возникший рецепторный потенциал пассивно перетекает к аксону сенсорного нейрона. Происходит перекодирование электрического сигнала рецептора в потенциал действия при достижении локальных ионных токов критического уровня. Далее потенциал действия проводится по нервному волокну в центральную нервную систему.

Во вторичных нейронах рецепторный потенциал не может образовываться на рецептирующей клетке, так как она не является нервной клеткой и поэтому процесс идет намного сложнее. Первый, второй и третий этапы аналогичны процессам в первичных нейронах, но протекают в рецептирующей клетке. Далее происходит выделение медиатора из рецептирующей клетки, возникновение генераторного потенциала на постсинаптической мембране нервного волокна и распространение его но нервному волокну. Генерация потенциала действия происходит участками этого волокна и далее он распространяется по нервному волокну в центральную нервную систему. В первичных рецепторах генераторный и рецептивный потенциал это одно и тоже.

Рецепторы обладают фоновой активностью, которая обладает рядом преимуществ. При этом происходит повышение чувствительности рецептора, то есть очень слабый импульс, который сам по себе не может вызвать ответ, способен вызвать изменение частоты импульсации. Кроме того,

возможно выявить изменения в обоих направлениях, как в сторону увеличения, так в сторону уменьшения импульсации.

Постоянно действующий стимул редко создаёт в рецепторах постоянный уровень возбуждения. При длительном раздражении возбуждение слабеет в большей или меньшей степени. Это рецепторная адаптация. В зависимости от способности изменять свою активность при длительно действующем раздражителе рецепторы делятся на быстро- и медленноадаптирующиеся, а также фазно-тонические. Быстроадаптирующиеся, или фазные, возбуждаются в начальный или конечный период деформации их мембран. Медленноадаптирующиеся, или тонические, возбуждаются в течение всего времени действия раздражителя. Импульсация сохраняется на более низком уровне по сравнению с начальный периодом. Фазно-тонические реагируют и на начало раздражения и в течение всего времени его действия, но с малой амплитудой.

Адаптация рецепторов обусловлена внутренними и внешними факторами. Внешними факторами являются свойства вспомогательных структур (например, капсула рецептора, которая не пропускает к ему раздражитель) и эфферентные тормозные влияния от нервных центров. К внутренним факторам относятся наличия натриевых и калиевых каналов быстро- и медленноадаптирующих рецепторов.

Различение сигналов начинается уже в рецепторах. Немецкий физиолог Э. Вебер еще в 1834 году сформулировал следующий закон: ощущаемый прирост раздражения должен превышать раздражение, действовавшее ранее, на определенную долю. Так, ощущение давления на кожу возникало лишь в том, когда накладывали дополнительный груз: если гиря весила 100 г, то добавить надо 3 г, 200 г – 6 г и т.д. Полученная зависимость выражается формулой:

$$\Delta J/J = const, \text{ где}$$

J – раздражитель,

ΔJ – его ощущаемый прирост,

const – постоянная величина

В настоящее время используется формула (закон Вебера-Фехнера), по-иному выражающая зависимость ощущения от силы раздражения:

$$E = a \cdot \log J + в, \text{ где}$$

E – величина ощущения,

J – сила раздражения,

а и в – постоянные величины.

Согласно этой формуле, ощущения увеличивается пропорционально логарифму интенсивности раздражения.

Различение сигналов бывает пространственное и временное. Для пространственного различения двух стимулов необходимо, чтобы между возбуждаемыми рецепторами находился хотя бы один невозбуждённый рецептор. Иначе сигнал воспринимается как единое целое. Для временного

различения необходимо, чтобы следующий сигнал не сливался с предыдущим и не попал в рефрактерный период.

Любой стимул имеет пороговое значение. В физиологии органов чувств за пороговое принимают такое значение стимула, вероятность восприятие которого равна 0,75, т.е. правильный ответ возникает в 3/4 случаев действия стимула. Более низкие значения, естественно, являются подпороговыми, а более высокие – надпороговыми.

Передача и преобразование сигналов. После приёма сигнала и перехода энергии раздражителя в нервный импульс необходима передача и преобразование полученного сигнала. Цель этих процессов - донести до высших отделов мозга наиболее важную информацию в наиболее удобной форме. Центральные пути бывают специфические, неспецифические, ассоциативные и каналами срочной передачи информации. Специфические пути оценивают физические параметры стимула и передают информацию от рецепторов одного типа. Неспецифические вследствие конвергенции и дивергенции с другими входами становятся полимодальными. Ассоциативные (таламокортиковые) оценивают биологическую значимость сигналов. Каналы срочной передачи информации передают её без переключений. Они предназначены для преднастройки высших мозговых центров к восприятию последующей информации.

Преобразование информации в основном сводится к её сжатию, так как только один вид информации от фоторецепторов мог бы за несколько минут насытить информационные резервы мозга. Поэтому существует несколько простых способов ограничения информации. Сжатие афферентного канала (суживающаяся сенсорная воронка) резко уменьшает количество информации, идущей в центры. Подавление информации о менее существенных явлениях. Для организма наименее существенным является то, что не изменяется или меняется медленно. Например, длительное давление на кожную поверхность. В этом случае нет смысла постоянно передавать в мозг информацию о состоянии рецепторов. Правильнее сообщить ему о начале и конце раздражения и не обо всех возбуждённых рецепторах, а только о тех, которые лежат на краю возбужденной области. Таким образом, мозг получает резко уменьшенную в объёме информацию о состоянии лишь тех участков рецепторной поверхности, которые воспринимают резкие изменения раздражителя.

Кодирование поступающей информации. Кодирование – это преобразование информации в условную форму – код. В анализаторных системах сигналы кодируются двоичным кодом, т.е. наличием или отсутствием залпа импульсов. Уже на уровне рецепторов осуществляется первичное кодирование стимулов: переход их из формы физической или химической энергии в форму нервных импульсов. Кодируется, прежде всего, качество раздражителя, а затем его количественные характеристики: изменение интенсивности, временные показатели и пространственные причины. Кодирование

качества достигается избирательной чувствительностью рецепторов к определенным адекватным для них раздражителям и высоким порогом раздражения для неадекватных. Например, вкусовое рецепторы в разной мере отвечают на различные по вкусовым качествам стимулы. Существуют три вида колбочек, которые поглощают волны определённой длины. Кодирование интенсивности заключается в законе степени, согласно которому интенсивность ощущения пропорциональна раздражению, возведенному в n-степень, где n меньше единицы. Пространственное кодирование определяется способностью рецептора оценивать направление воздействия. Рецептор максимально возбуждается при каком-то определенном направлении действии стимула, а при другом не возбуждается или вообще тормозится. Временное кодирование использует в качестве сигнальных признаков такие временные параметры сигналов, как частота импульсации или продолжительность межимпульсных интервалов.

Ни на одном из уровней кодирования не происходит восстановления стимула в его первоначальной форме. Другой особенностью нервного кодирования является множественность и перекрытие кода.

Детектирование сигналов заключается в избирательном анализе отдельных признаков раздражителя и его биологического значения. Осуществляется оно специализированными нейронами-детекторами, которые благодаря своим свойствам способны реагировать лишь на строго определенные параметры стимула.

Опознание образов представляют собой конечную операцию анализатора. Оно заключается в классификации образа, отнесении его к тому или иному классу объектов, с которыми раньше встречался организм. Это происходит после обработки афферентного сигнала, расщеплении его нейронами-детекторами на отдельные признаки и параллельного их анализа. Дальше мозг строит модели раздражителя. Опознание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм.

Взаимодействие нейронов анализаторов осуществляется с помощью двух механизмов - возбудительного и тормозного. Возбудительное взаимодействие происходит между элементами последовательных нервных слоев. Оно организуется следующим образом: аксон каждого нейрона, приходя в вышележащий слой, вступает в контакт с несколькими нейронами. Кроме того, дендриты (то есть входы нейрона) имеют синапсы не с одной, а с несколькими клетками, предыдущего слоя. Из-за всего этого все нейроны имеют проекционные поля - совокупность нейронов на более высоком уровне анализатора, с которыми они взаимодействуют.

Совокупность рецепторов, импульсы от которых поступают на данный нейрон, называют его рецептивным полем. Рецептивные и проекционные поля часто перекрываются. Часть рецепторов, входящих в рецептивное поле данного нейрона, входит и в рецептивное поле соседней клетки, а часть нейронов, входящих в проекционное поле какого-либо рецептора,

может входить и в проекционное поле соседнего рецептора. Такое сложное взаимодействие клеток приводит к образованию в анализаторе нервной сети, что повышает его чувствительность к слабым сигналом.

Тормозное взаимодействие, в отличие от возбудительного, осуществляется между нейронами одного и того же слоя за счет вставочных тормозных нейронов. Оно заключается в том, что каждый возбуждённый нейрон активирует тормозной вставочный нейрон, который, в свою очередь, подавляет импульсацию как самого возбудившего его нейрона, так и соседних. Сила такого торможения тем больше, чем сильнее возбужден элемент и чем ближе к нему располагается соседняя клетка. За счет такого торможения осуществляется снижение избыточности информации, поступающей от рецепторов.

Адаптация анализаторов – это приспособление всех звеньев анализатора к длительно действующему раздражителю. Адаптация проявляется в снижении абсолютной чувствительности анализатора и в повышении его дифференциальной чувствительности к сходным раздражителям. Субъективно адаптация выражается в привыкании к действию постоянного раздражителя (прокуренное помещение, яркий свет, давление одежды).

Анализаторы тесно взаимодействуют между собой на нескольких уровнях: спинальном, ретикулярном и таламокортикалъном. Особенно широка интеграция сигналов в нейронах ретикулярной формации. В коре происходит интеграция сигналов высшего порядка, и в результате этого корковые нейроны приобретают способность к сложной комбинации сигналов. В особенности это характерно клеткам ассоциативных и двигательных зон, так как пирамидные нейроны являются конечным отделом нескольких анализаторов. Особенно важны для межсенсорного синтеза лобные доли коры: при их поражении у людей затрудняется формирование сложных комплексных образов.

Зрительный анализатор

Зрительная система поставляет наибольшее количество информации в организм человека и животных. Видимым светом называются волны длиной от 300 до 800 нм. Человек воспринимает волны 400–750 нм. У различных животных свои спектральные диапазоны. У водных они узкие, всего 500–600 нм, и смещены в сине-зелёную область спектра из-за фильтрации излучения толщей воды. На глубине 1000 м солнечный спектр полностью поглощается и зрение обусловлено люминесценцией.

Существуют различные виды зрительных сенсорных систем. Простейший вид чувствительности к свету представляет собой способность различать интенсивность диффузного освещения, что получило название светочувствительности. Обладают им одноклеточные организмы, при этом проявляется генерализованная реакция клетки. Например, у эвглены зелёной есть структуры, содержащие молекулы светочувствительного пигмента.

При поглощении света этими пигментами происходит активация ферментных систем, которые запускают двигательную активность. Это называется фототаксисом, суть которого заключается в перемещении организма в область наиболее благоприятную для жизнеобеспечения.

У многоклеточных организмов появляются приспособления для восприятия изменений в освещении. Такое свойство называется фоторецепцией и осуществляется с помощью специализированных клеток – фоторецепторов. Существуют два главных направления эволюции фоторецепторов. Одно направление – это плоские черви - кольчатые черви – членистоногие, другое - кишечнополостные – иглокожие - хордовые. В первом случае для размещения зрительного пигмента используются микроворсинки, во втором – реснички.

В зрительной системе в зависимости от уровня организации животного существуют различные типы глаз:

- простейшим органом, специализированным для восприятия света, является глазок кишечнополостных, который представлен группой клеток на поверхности тела. Его функция – это определение уровня изменения освещенности тела;
- простые глаза в виде чаш, высланные пигментом, встречаются у плоских червей. Светочувствительные клетки располагаются на дне ямки и такие глаза уже способны определять местоположение источника света, но они еще не способны формировать изображение объектов внешнего мира;
- простейший способ формирования изображения на сетчатке основан на принципе камеры с маленьким отверстием. По такому принципу сконструированы глаза моллюсков, но из-за малой величины отверстия такой глаз может эффективно работать только при ярком свете;
- камерные глаза головоногих моллюсков напоминают по строению глаза позвоночных. Слой фоторецепторов занимает внутреннюю поверхность сферической полости глаза. Изображение создается при помощи линзы – хрусталика. Спереди глаз защищен роговицей, зрачок ограничен радужкой. Многочисленные мышцы поворачивают глаз, регулируют размер зрачка, положение и кривизну хрусталика. Внутри глаз имеет хрящевую оболочку – склеру. В размере они могут достигать 40 см;
- сложные или фасеточные глаза насекомых состоят из множества элементарных органов зрения – омманидиев. Каждый такой глаз заключен в капсулу, а спереди ограничен фасеткой, шестиугольником, который является хрусталиком для отдельного глаза. Сложные глаза бывают двух видов: аппозиционные (у дневных насекомых) и суперпозиционные (у ночных);
- у позвоночных снаружи глазное яблоко покрыто волокнистой тканью – склерой, которая переходит спереди в роговицу. Хрусталик располагается за ней. Изнутри к склере прилегает сосудистая оболочка, которая спереди переходит в ресничное тело и радужку. Сокращение волокон ресничного тела приводит к натяжению цинновых связок, отвечающих

за кривизну хрусталика. Радужка имеет в центре зрачок. На противоположном конце глазного яблока находится сетчатка, а внутри оно представляет собой стекловидное тело.

Зрительный анализатор достигает наибольшего развития у человека. Анализ зрительной информации начинается с фотохимических реакций в сетчатке и заканчивается в коре. Сетчатка является частью мозга, вынесенной на периферию, и представляет собой внутреннею оболочку глаза, имеющую многослойное строение. Наружный её слой, наиболее удаленный от зрачка назван пигментным. Он образован пигментным эпителием и содержит пигмент фусцин. Последний поглощает свет, препятствует его отражению и рассеиванию, что способствует чёткости зрения. У некоторых животных под этим слоем имеется слой отражающих клеток, состоящий из особых кристаллов (свечение глаз у кошки). Отростки пигментных клеток окружают палочки и колбочки, участвуя в обмене веществ.

Следующий слой – это слой фоторецепторов, которые светочувствительными члениками обращены в противоположную свету сторону. Каждый фоторецептор состоит из наружного сегмента, чувствительного к свету, и внутреннего, содержащего ядро и митохондрии, которые обеспечивают энергетические процессы в клетке. Наружный сегмент состоит из 400–800 пластинок, которые представляют собой двойную мембрану (слой липидов находится между двумя слоями белка). С молекулами белка связан ретиналь, входящий в зрительный пигмент родопсин. Наружный и внутренний сегменты клетки разделены мембраной, через которую проходят 16–18 фибрилл. Внутренний сегмент переходит в отросток, который через синапс передает возбуждение на биполярную клетку. У человека имеется 6-7 млн. колбочек и 120 млн. палочек. Они распределены неравномерно. Центральная ямка содержит только колбочки. По направлению к периферии число колбочек уменьшается, а палочек возрастает. На периферии находятся исключительно палочки. Колбочки функционируют в условиях света, а палочки – в сумерках. Цвета лучше всего воспринимаются, когда свет падает на центральную ямку. Палочки цветов не воспринимают, поэтому в сумерках цветовое зрение отсутствует. Нарушение колбочек приводит к светобоязни (человек видит только при слабом свете), а палочек (при недостатке витамина А) – к куриной слепоте (человек в сумерках ничего не видит). Единственным местом, не содержащим фоторецепторов, является место входа зрительного нерва в глазное яблоко (слепое пятно).

В третьем слое, внутрь от фоторецепторов, располагается слой биполярных нейронов, к которым изнутри примыкает слой ганглиозных клеток. Их аксоны образуют волокна зрительного нерва. Таким образом, возбуждение, возникающее в фоторецепторах, передается в зрительный нерв через биполярные и ганглиозные клетки. На 130 млн. фоторецепторов приходится около 1 млн. волокон зрительного нерва. Это значит, что импульсы от многих фоторецепторов конвергируют к одной ганглиозной клетке. Один бипо-

лярный нейрон связан со многими фоторецепторами, а одна ганглиозная клетка связана со многими биполярными клетками. Лишь в центре сетчатке, в районе центральной ямки, каждая колбочка соединена с одной карликовой биполярной клеткой и, соответственно, одной ганглиозной клеткой.

Фоторецепторы, соединенные с одной ганглиозной клеткой, образуют её рецептивное поле. Рецептивные поля перекрываются между собой за счет горизонтальных и амакриновых клеток, которые соединяют биполярные и ганглиозные клетки по горизонтали.

В палочках содержится пигмент родопсин (зрительный пурпур). Он представляет собой высокомолекулярное соединение, состоящее из ретиналя. Это альдегид витамина А и белка опсина. При действии кванта света происходит фотохимическое превращение ретиналя. Он распадается на витамин А и белок опсин. При затемнении происходит обратный процесс. Родопсин по-разному чувствителен к лучам с различной длиной волны (больше всего к сине-зеленой части спектра). В колбочках находится пигмент йодопсин, структура которого близка к строению родопсина. Иодопсин поглощает в большей степени желтый свет.

Зрительные сигналы идут по зрительные нервам, которые перекрещиваются, образуя хиазмы. Большая часть волокон поступает в наружные коленчатые тела, а аксоны их идут к 17 полю коры в затылочной доле. Часть волокон зрительного нерва поступают в передние бугры четверохолмия среднего мозга и в таламус. Эти отделы мозга проецируются в 18 и 19 поля коры. Таламус отвечает за регуляцию диаметра зрачка, а средний мозг - за создание первичных зрительных образов. 17 поле, куда проецируется информация из наружных коленчатых тел, является центральным полем зрительной коры, а 18 и 19 - периферическими. Клетки зрительной коры бывают простыми, сложными и очень сложными. Простые реагируют только на светлые полоски, сложные реагируют только на полоски определенной ориентации, а очень сложные - требуют не только ориентации, но и длины и ширины светящейся полосы. Нейроны коры имеют рецептивные поля, вытянутые по горизонтали, за счет чего выделяются отдельные фрагменты из целого изображения. Рецептивные поля представляют собой колонки нейронов, проходящие через все слои коры. Это функциональные объединения корковых нейронов, которые осуществляют сходную функцию.

Оптическая система глаза. На пути к сетчатке лучи света проходят через несколько прозрачных поверхностей: роговицу, хрусталик и стекловидное тело. Преломляющая сила оптической системы выражается в диоптриях. Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила глаза равна 59 Д при рассматривании далеких предметов и 70 Д – близких предметов. Изображение на сетчатке получается действительным, уменьшенным и обратным.

Для хорошего видения предметов надо, чтобы его изображение попало на поверхность сетчатки. Когда человек смотрит вдаль, изображение

далёких предметов фокусируется на сетчатка и они видны ясно, зато близкие предметы видны расплывчато, так как лучи собираются за сетчаткой. Видеть одновременно далекие и близкие предметы невозможно. Приспособление глаза к ясновидению называется аккомодацией. При этом происходит изменение кривизны хрусталика и, соответственно, его преломляющей способности. При рассматривании близких предметов хрусталик становится более выпуклым, а далёких – более плоским. Механизм, аккомодации сводится к сокращению ресничных мышц, которые изменяют выпуклость хрусталика. Хрусталик заключен в капсулу, переходящую в связки, которые находятся постоянно в натянутом состоянии. Ресничные мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва.

Для здорового глаза дальняя точка ясного видения лежит в бесконечности. Далекие предметы он рассматривает без аккомодации, то есть без сокращения ресничных мышц. Ближайшая точка ясного видения находится на расстоянии 10 см от глаза. Максимальная аккомодация равна 10 Д. Хрусталик с возрастом становится менее эластичным, связки ослабевают и аккомодация становится слабой. Ближайшая точка ясновидения отодвигается, развивается старческая дальнозоркость.

Существуют две основные аномалии, связанные с изменённой длиной глазного яблока. Если продольная ось слишком длинная, то фокус будет находиться не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. В это время на сетчатке образуется круг светорассеяния. У близоруких людей (миопия) точка ясного видения находится не в бесконечности, а на довольно близком расстоянии. Для коррекции перед глазом надо поместить вогнутую линзу. При дальнозоркости (гиперметропия) продольная ось глаза короткая и изображение остается за сетчаткой, а на ней - расплывчатое пятно. Для лучшего видения надо увеличить выпуклость хрусталика, для чего необходима двояковыпуклая линза. Такой вид дальнозоркости отличается от старческой механизмом возникновения. Аномалией глаза является также и астигматизм – неодинаковое преломление лучей в разных направлениях. Это объясняется тем, что роговая оболочка глаза не является строго сферой и в разных направлениях преломляет неодинаково. Для коррекции зрения в данном случае необходимы фасеточные линзы.

Зрачок представляет собой отверстие в центре радужной оболочки, через которое лучи проходят внутрь глаза. Он способствует формированию чёткого изображения, пропуская только центральные лучи и устраняя периферические. Мускулатура радужки изменяет величину зрачка, регулируя поток света, попадающий в глаз. Оптимальным диаметром зрачка в условиях дня является 2,4 мм. На ярком свету он уменьшается до 1,8 мм, в темноте увеличивается до 7,5 мм, что приводит к ухудшению качества изображения, но увеличивает световую чувствительность зрительной системы. Увеличение или уменьшение диаметра зрачка изменяет световой

поток в 17 раз. В радужке имеются кольцевые и радиальные мышечные волокна. Первые иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, а вторые – симпатическими нервами. Парасимпатические нервы вызывают сужения зрачка, симпатические – его расширение. При эмоциях (ярость, страх), когда происходит возбуждение симпатической нервной системы, а также во время боли зрачки расширяются. Это признак патологического состояния организма, например, болевого шока или гипоксии (во время наркоза указывает на опасное состояние).

Для рассматривания любых предметов имеет значение движение глаза. Оно осуществляется с помощью шести мышц, прикрепленных к глазному яблоку: две косые и четыре прямые мышцы – наружная, внутренняя, верхняя и нижняя. Наружная поворачивает глаз прямо наружу, а внутренняя – прямо внутрь, верхняя и нижняя мышцы вместе с косыми поворачивают глаз не только вверх и вниз, но и внутрь. Сведение осей при рассматривании близких предметов называется конвергенцией и осуществляется при напряжении обеих внутренних прямых мышц. Разведение зрительных осей при помощи наружных прямых мышц называется дивергенцией.

В процессе формирования зрительного образа роль движений глаза очень велика и определяется тем, что для получения зрительной информации необходимо движение изображения на сетчатке. Импульсы в зрительном нерве возникают на включение и выключение светового изображения. При непрерывном воздействии света на зрительные рецепторы импульсация в нерве быстро прекращается и зрительное ощущение исчезает (если источник света укреплен на роговице и движется вместе с глазом, то через 1–2 с глаз перестает видеть свет). Таким образом, было обнаружено, что глаз при рассматривании предмета производит неощущаемые человеком непрерывные скачки. Вследствие этого изображение на сетчатке непрерывно смещается с одной точки на другую, раздражая все новые и новые фоторецепторы и вызывая вновь импулъсацию в ганглиозных клетках. Продолжительность каждого скачка равна сотым долям сек. Длительность интервалов между скачками 0,2–0,5 с. Это продолжительность фиксации взора на рассматриваемом предмете. Чем сложнее предмет, тем сложнее кривая его движения. Кроме скачков глаз непрерывно мелко дрожит.

Для возникновения зрительного ощущения источник света должен обладать энергией. Минимальное число квантов света, которое необходимо для возбуждения рецепторов глаза, колеблется от 8 до 47. Одна палочка может быть возбуждена 1 квантом света. Одиночные палочки и колбочки по световой чувствительности практически не различаются. Но число колбочек в центре в 100 раз меньше количества палочек в периферическом поле. Соответственно и чувствительность палочковой системы на два порядка выше колбочковой системы.

При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление. Постепенно чувствительность глаза снижается (это световая адаптация).

Обратное явление: при переходе от света к темноте человек ничего не видит из-за пониженной возбудимости фоторецепторов. Постепенно их чувствительность повышается, и человек начинает видеть – это темновая адаптация. Повышение чувствительности к видению в темноте происходит неравномерно. В первые 10 минут – в 50–80 раз, а в течение часа - во много десятков тысяч раз. В это время происходит восстановление зрительных пигментов. Йодопсин колбочек в темноте восстанавливается быстрее родопсина, поэтому первая фаза адаптации связана с колбочками. Но этот период не вызывает больших изменений чувствительности, так как чувствительность колбочкового аппарата невелика. Следующий период связан с восстановление родопсина. Это медленный процесс, заканчивающийся к концу первого часа. Он сопровождается резким повышением чувствительности палочек к свету. Так как в темноте максимально чувствительны палочки, то слабоосвещённые предметы видны лишь, когда они находятся не в центре поля зрения, а когда их изображения падают на периферию сетчатки. Кроме того, в темноте осуществляется пространственная суммация вследствие того, что к 1 биполярной клетке подключается большое число фоторецепторов.

Для глаза характерна контрастная чувствительность. Это проявляется во взаимном торможении нейронов. Например, серая полоска на светлом фоне кажется темнее такой же полоски бумаги, лежащей на темном фоне. Светлый фон возбуждает большую часть нейронов сетчатки, а они оказывают торможение на клетки, активируемые сигналами от рецепторов, на которые проецируется бумажная полоска. Поэтому бумажка на светлом фоне вызывает более слабое возбуждение и кажется темной. Наиболее сильное торможение обнаруживается между близко расположенными нейронами. Это, так называемый, локальный контраст, что проявляется в восприятии двух поверхностей разной освещенности.

Слепящая яркость – неприятное ощущение ослепления. Чем больше адаптирован глаз к темноте, тем ниже граница, которая ослепляет. Например, водителя машины ослепляют фары; при чтении нельзя использовать открытый источник света – свет должен быть рассеянным.

Латентный период возникновения зрительного образа – 0,1 с. Но и исчезает ощущение не сразу после прекращения действия раздражителя: оно держится еще некоторое время (в темноте если водить угольком или свечкой, то наблюдается не точка, а сплошная линия). При вращении круга с черными и белыми секторами он кажется серым. Минимальная частота следования стимулов, при которой происходит слияние отдельных ощущений, называется критической частотой слияния (основа для кинематографии).

Ощущения, продолжающиеся после прекращения раздражения, называются последовательными образами (смотрим на лампу, закрываем глаза, еще некоторое время видим свет). Отрицательный последовательный образ - если долго смотреть на предмет и перевести взгляд на светлый фон, то

имеет место негативное изображение. Объясняется это следующим, когда мы смотрим на освещенный предмет, происходит активация определенных участков нейронов. Переводим взгляд на равномерно освещенный экран, более сильное возбуждение отраженный свет оказывает на те клетки, которые не были возбуждены.

Цветовое зрение. Существует две теории цветоощущения. Трехкомпонентная теория говорит о том, что в сетчатке существует три вида колбочек. В основе ее лежат работы М.В.Ломоносова, потом она была дополнена К.Юнгом и Г.Гельмгольцем. Колбочки отличаются наличием в них различных светочувствительных веществ: одно из них чувствительно к красному цвету, другое – к зеленому, третье – к фиолетовому. Любой цвет влияет на все три вида колбочек, но в разной степени. Эти возбуждения суммируются зрительными нейронами и, дойдя до коры, дают то или иное ощущение цвета. Согласно другой теории К.Геринга в колбочках сетчатки существуют три светочувствительных вещества: бело-черное, красно-зелёное, зелёно-синее. Под действием света эти вещества распадаются и дают ощущение белого, красного или желтого цвета.

В электрофизиологических исследованиях подтверждение получила трехкомпонентная теория цветового зрения. С помощью микроэлектродов отводили импульсы от ганглиозных клеток. Часть нейронов активизировалась лучами любой длины, такие клетки названы доминаторами. В других же ганглиозных клетках (модуляторах) импульсы возникали лишь при освещении лучами определённой длины. Выяснено, что одни колбочки максимально поглощают красно-оранжевые лучи, другие – зелёные, третьи – синие лучи. Трехкомпонентная теория также объясняет такие факты как последовательные цветовые образы и цветовую слепоту.

Последовательные цветовые образы возникают при длительном рассматривании окрашенных предметов, а затем фиксации взгляда на белом листе. В этом случае предмет окрашивается в дополнительные цвета. При длительном действии лучей определённой длины волны в колбочках происходит расщепление соответствующего светочувствительного вещества. Когда же на глаз действует белый цвет, входящие в его состав лучи той длины, которые ранее действовали на глаз, воспринимаются хуже, возникает ощущение дополнительного цвета.

Цветовая слепота была открыта в 18 веке и получила название дальтонизма. Им страдают 8% мужчин и 0,5% женщин. Это генное заболевание, связанное с отсутствием определенных генов в непарной X-хромосоме. Дальтонизм определяют с помощью цветовых таблиц, так как цветовая слепота важна для людей некоторых профессий.

Существует три разновидности цветовой слепоты:

- протанопия – «краснослепые», человек не воспринимает красного цвета, сине-голубые лучи кажутся ему бесцветными;

- дейтеранопия – «зеленослепые», человек не отличает зеленого цвета от темно-красного и голубого;
- тританопия – редко встречается, человек не воспринимает лучи синего и фиолетового цвета.

Все эти аномалии хорошо объясняются треёхкомпонентной теорией. Каждая из них является результатом отсутствия одного из трех цветовоспринимающих веществ, располагающихся в колбочках. Иногда имеет место и полная цветовая слепота, что возникает в результате повреждения всего колбочкового аппарата. При этом все предметы черно-белые.

Восприятие пространства характеризуется следующими показателями:

- остротой зрения – это максимальная способность различать отдельные объекты. Её определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз различает, то есть видит отдельно. Нормальный глаз различает две точки, видимые под углом 1^0. Максимальную остроту зрения имеет жёлтое пятно, к периферии сетчатки она уменьшается;
- наличием центрального и периферического зрения. Центральным зрением мы пользуемся, если изображение падает на желтое пятно, а периферическим, если оно падает на остальные части сетчатки;
- наличием полей зрения – это пространство, различимое глазом при фиксации взгляда в данной точке. Поля зрения различных цветов неодинаковы. Больше всего они для чёрно-белых предметов, а меньше всего – для зеленого цвета;
- монокулярным и бинокулярным зрением. Оценка расстояния возможна при зрении одним глазом (это монокулярное зрение) и двумя глазами (бинокулярное зрение), во втором случае она выше.

При взгляде на любой предмет у человека не возникает ощущения наличия двух предметов, хотя имеется два изображения на сетчатке. Это происходит потому, что изображения всех предметов попадает на идентичные участки сетчатки и два изображения сливаются в одно. Например, если надавить на глазное яблоко сбоку, сразу же двоится в глазах, так как нарушается соответствие участков сетчатки двух глаз.

Возрастные особенности зрительного анализатора

Эмбриональное развитие зрительного анализатора начинается сравнительно рано – на третьей недели внутриутробного периода и к моменту рождения ребенка он в основном сформирован, однако, заканчивается его совершенствование к 8–10 годам. У взрослых диаметр глазного яблока 24 мм, а у новорожденного – 16 мм. Форма глазного яблока после рождения более шаровидная, чем у взрослых. В результате такой формы 80–94% новорожденных детей обладают дальнозоркостью. Рост глазного яблока продолжается до 9–12 лет, наиболее интенсивно первые 5 лет.

Роговица у новорожденных детей толще и более выпукла. С возрастом она становится более плоской и её преломляющая сила уменьшается.

Хрусталик у новорожденных и детей дошкольного возраста более выпуклой формы, прозрачен и обладает большей эластичностью. Зрачок у новорожденных узкий - 0,9 мм (12 месяцев – 1,2 мм). В возрасте 6–8 лет зрачки становятся более широкими вследствие преобладания тонуса симпатических нервов, иннервирующих мышцы радужной оболочки. В 8–10 лет зрачок вновь становится узким и живо реагирует на свет. К 12–13 годам быстрота и интенсивность зрачковой реакции на свет такие же, как у взрослых.

Мы говорили о том, что изображение на сетчатке получается действительным, уменьшенным и обратным. То обстоятельство, что человек видит предметы не в перевёрнутом, а в естественном виде объясняется жизненным опытом и взаимодействием анализаторов. Ребенок же в первые месяцы после рождения путает верх и низ предмета. Если показать ему горящую свечу, то он, чтобы схватить пламя, протянет руку к нижнему концу свечи.

Что касается цветового зрения, то дети начинают различать жёлтый, зеленый и красные цвета уже с 3-месячного возраста. Распознавание цветов в столь раннем возрасте зависит от яркости, а не от спектральной характеристики глаза. Полностью различать цвета дети начинают с конца третьего года жизни. В школьном возрасте цветовая чувствительность глаза повышается.

Новорожденные не могут фиксировать взгляд при рассматривании предметов. Эта способность формируется в возрасте от 5 дней до 3–5 месяцев. В конце 1 месяца жизни она устойчива в течение 1-1,5 минут, а к трем месяцам - 7-10 минут. В возрасте от 3 до 7 лет эта способность совершенствуется. В 1,5-2 месяца появляются мигательные рефлексы при быстром приближении предмета. Ребёнок рождается видящим, но у него нет еще хорошо развитого четкого ясного видения.

В первые дни после рождения движения глазных яблок у детей нескоординированы: правый и левый глаз у детей смогут двигаться в противоположном направлении, при неподвижности одного глаза можно наблюдать движение второго. В этот же период нескоординированы движения век и глазного яблока (может быть одно веко открыто, а другое опущено). Ко второму месяцу движения глаз и век становятся координированными.

Новорожденный ребенок плачет без слез, хотя слёзные железы у него развиты. Защитный слёзный рефлекс проявляется не сразу после рождения в связи с недоразвитием соответствующих нервных центров. Слезы при плаче детей появляются лишь после 1,2-2 месяцев.

Зрительные условные рефлексы вырабатываются с первых месяцев жизни ребенка, однако чем, меньше возраст ребенка, тем нужно большее число сочетаний условного зрительного сигнала и безусловного раздражителя для выработки устойчивого зрительного рефлекса.

Слуховой анализатор

Слуховой анализатор второй по значению дистантный анализатор у человека. Слух связан со звуком, который подразделяется на три категории: дозвуковые колебания, или инфразвуки, с частотами до 20 Гц, собственно звуки с частотой от 20 Гц до 20 кГц и сверхзвуковые, или ультразвуки, с частотами сверх 20 кГц.

На первых этапах развития слуховой рецепции у морских беспозвоночных роль приемника звуковых колебаний осуществляют полифункциональные органы-статоцисты. Более или менее развитая звуковая сигнализация обнаружена у членистоногих. Они издают звуки с помощью разных органов, а воспринимают звуки с помощью волосковых сенсилл, джонстоновых и тимпанальных органов. У всех позвоночных звуковая рецепция осуществляется специальными структурами, которые расположены во внутреннем ухе или лабиринте. У рыб орган слуха представлен внутренним ухом, которое помещается в боковых стенках черепа. Важнейшим этапом в эволюции слуховой системы позвоночных явился переход от водного к наземному образу жизни. Это привело к развитию специальных структур, которые согласовали сопротивление проводимых по воздуху звуков с сопротивлением жидкости внутреннего уха. У амфибий впервые появляется барабанная полость. Слуховой аппарат рептилий ещё более сложен. У крокодилов появляется наружный слуховой проход, а во внутреннем ухе – текториальная мембрана. У птиц отмечается высокая степень частотного различения, что связано с наличием кортиевого органа. Наибольшей степени развития слуховой аппарат достиг у млекопитающих. У человека слуховой анализатор представляет собой целый комплекс приспособлений прежде, чем звук достигнет слуховых рецепторов, находящихся в улитке внутреннего уха височной кости.

Периферический отдел слухового анализатора – ухо – делится на наружное, среднее и внутреннее. Наружное ухо содержит наружный слуховой проход длиной 2,5 см, который служит для проведения звука к барабанной перепонке, отделяющей наружное от среднего уха. Она имеет толщину 0,1 мм и сплетена из волокон, идущих в разных направлениях и представляющих собой воронку. Барабанная перпонка начинает колебаться при прохождении звука и передает колебание косточкам среднего уха. Молоточек вплетается рукояткой в барабанную перепонку, другая сторона сочленена с наковальней, передающей колебание стремечку. Движения барабанной перепонки передаются более длинному плечу рычага косточек среднего уха, поэтому стремечко получает сигналы меньшие по амплитуде, но увеличенные по силе. Поверхность овального окна 3 мм^2, а барабанной перепонки – 70 мм^2 (разница в 22 раза). Во столько же раз увеличивается давление на мембрану овального окна по сравнению с барабанной перепонкой. В стенке, отделяющей среднее и внутреннее ухо, есть и круглое

окно. Если бы его не было, то колебание жидкости в улитке было бы невозможно из-за несжимаемости жидкости.

В среднем ухе находятся две мышцы, которые ограничивают амплитуду колебаний барабанной перепонки и стремечка и тем самым автоматически регулируют звуковую энергию, поступающую в ухо, предохраняют его от разрушения. Сокращение этих мышц протекает рефлекторно и дуга рефлекса замыкается на уровне ствола мозга. При мгновенных сильных раздражениях этот механизм не успевает срабатывать (взрывы), что может привести к глухоте вследствие разрыва барабанной перепонки. Атмосферное давление на барабанную перепонку с двух сторон одинаково благодаря наличию евстахиевой трубы, соединяющей барабанную полость с носоглоткой. Поэтому при сильных звуках рекомендуется открывать рот, чтобы значительное увеличение давления с одной стороны не повредило барабанную перепонку.

Возможна не только воздушная, но и костная передача звука (через кости черепа). Для этого ставим камертон на теменную кость или сосцевидный отросток височной кости, в результате чего звук слышен при закрытом слуховом проходе. В данном случае вызывается колебание костей черепа, которое вовлекает в колебание слуховой рецепторный аппарат внутреннего уха.

Во внутреннем ухе располагается улитка с рецепторами, воспринимающими звуковые колебания. Она представляет собой костный спиральный канал в 2,5 витка. Он расширяется от основания к верхушке от 0,04 мм, до 0,5 мм у верхушки. Вдоль всей улитки располагаются две мембраны: более тонкая - вестибулярная (мембрана Рейснера) и более плотная и упругая – основная. На вершине улитки обе эти мембраны соединяются и в них есть отверстие – геликотрема. Эти мембраны делят канал на 3 хода: верхний, средний и нижний. Верхний канал улитки - вестибулярная лестница - берет начало от овального окна и продолжается до вершины улитки, где он через отверстие сообщается с нижним каналом улитки - барабанной лестницей - начинающейся в области круглого окна. Таким образом, вестибулярная и барабанная лестницы сообщаются через геликотрему и представляют собой единый канал, начинающийся овальным и заканчивающийся круглым окном. Они заполнены перилимфой, которая по составу напоминают спинномозговую жидкость. Между ними находится перепончатый канал, который заполнен эндолимфой, образующейся благодаря специальным сосудистым образованиям, располагающемся на наружной стенке перепончатого канала. Состав эндолимфы отличается от состава перилимфы: в 100 раз больше содержание ионов калия и в 10 раз меньше содержание ионов натрия. В связи с чем она заряжена положительно по отношению к перилимфе.

Внутри среднего канала на основной мембране расположен звуковоспринимающий орган – спиральный или кортиев орган. Он содержит рецепторы, которые превращают механические колебания в электрические

потенциалы, возбуждающие волокна слухового нерва. Эти рецепторные клетки бывают двух видов: внутренние и наружные, разделены они кортиевыми дугами. Внутренние располагаются в один ряд, их количество составляет 3,5 тыс. Наружные клетки лежат в 3–4 ряда, их число достигает 20 тыс. Каждая клетка имеет удлинённую форму. Один конец её зафиксирован на основной мембране, второй находится в полости перепончатого канала. На этом полюсе есть 30–40 волосков длиной до 5 мкм. На каждой наружной клетке число их достигает 120, они тоньше и длиннее. Волоски омываются эндолимфой и контактируют с покровной пластинкой или территориальной мембраной. Эта мембрана расположена над волосковыми клетками. При действии звука основная мембрана начинает колебаться, волоски деформируются. Это вызывает генерацию электрических потенциалов, и через синапсы возбуждение достигает волокон слухового нерва.

При электрофизиологических исследованиях обнаружено пять видов электрических потенциалов в улитке. Два из них – мембранный потенциал слуховой улитки и потенциал эндолимфы – обнаружены в спокойном состоянии, то есть при отсутствии звуковых раздражителей. Мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки обусловлен разностью потенциалов между отрицательно заряженной внутренней стороной мембраны (-80 мВ) и положительно заряженной эндолимфой (+180). Разность потенциалов составляет 160 мВ. Потенциал эндолимфы обусловлен деятельностью сосудистого сплететения и зависит от интенсивности окислительных процессов. Остальные виды потенциалов регистрируются только при действии звуковых раздражителей. При действии звука в улитке регистрируется кохлеарный микрофонный потенциал. Он генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков. Частота этих потенциалов соответствует частоте звуков, а амплитуда зависит от интенсивности звука. В ответ на сильные звуки большой частоты возникает стойкий сдвиг разности потенциалов – суммарный потенциал. Он бывает положительный и отрицательный. Его величина тоже зависит от интенсивности звука и степени прижатия волосков к покровной мембране. Суммарный потенциал бывает отрицательный и положительный. Первый связан с возбуждением внутренних волосковых клеток, а положительный суммарным потенциал и микрофонный – с активацией наружных волосковых клеток. Оба эти вида являются рецепторными потенциалами волосковых клеток.

В результате возникновения этих потенциалов происходит возбуждение волокон слухового нерва, для которых характерна спонтанная активность даже в тишине (100 имп/сек.). При звуке частота импульсации в волокнах нарастает в течение всего времени действия раздражителя. Для каждого волокна нерва может быть найдена оптимальная частота звука. Она даёт наибольшую частоту разрядов и минимальный порог реакции. Эта оптимальная частота определяется местом на основной мембране, где расположены рецепторы, связанные с данным волокном. Таким образом,

для волокон слухового нерва характерна частотная избирательность. Эта избирательность обусловлена возбуждением разных клеток спирального органа, что подтверждается в эксперименте. Если у собаки повреждают спиральный орган у основания, то исчезают условные рефлексы на высокие тона, если повредить вершину, то исчезают условные рефлексы на низкие тона. Разрушение среднего завитка приводит к выпадению тонов средней частоты диапазона. Существует два механизма различения высоты тона: пространственное и временное кодирование. Пространственное кодирование основано на неодинаковом расположении возбужденных рецепторных клеток на основной мембране. При низких и средних тонах осуществляется и временное кодирование. Информация в этом случае передается в определенные группы волокон слухового нерва, частота соответствует частоте воспринимаемых улиткой звуковых колебаний.

Для всех слуховых нейронов характерно наличие частотно-пороговых показателей. Эти показатели отражают зависимость порогового звука, необходимого для возбуждения клетки, от его частоты. В обе стороны от оптимальной частоты порог реакции нейрона возрастает, то есть нейрон оказывается настроенным на звуки лишь определенной частоты. Все эти исследования подтвердили гипотезу Г.Гельмгольца (1863 г.) о механизме различения в кортиевом органе звуков по их высоте. Согласно ей поперечные волокна основной мембраны короткие в ее узкой части у основания улитки и в 3-4 раза длиннее в её широкой части у вершины. Они настроены как струны музыкальных инструментов. Колебание отдельных групп волокон вызывает на соответствующих участках основной мембраны раздражение соответствующих рецепторных клеток. Эти предположения Г. Гельмгольца в принципе подтвердились, частично модифицированы и развиты в работах американского физиолога Д. Бекеши (1968 г.).

Сила звука кодируется числом возбуждённых нейронов. При слабых раздражителях в реакцию вовлекается лишь небольшое число наиболее чувствительных нейронов, а при усилении звука возбуждается все больше дополнительных нейронов. Это связано с тем, что нейроны слухового анализатора резко отличаются друг от друга по порогу возбуждения. Эти пороги различны у внутренних и наружных клеток (для внутренних клеток он значительно выше), поэтому в зависимости от силы звука изменяется соотношение числа возбужденных наружных и внутренних клеток.

Человек воспринимает звуки с частотой от 16 до 20 тыс. Гц. Этот диапазон соответствует 10-11 октавам. Границы слуха зависят от возраста: чем человек старше, тем чаще он не слышит высоких тонов. У животных границы слышимости значительно шире и зависят от среды обитания. Рыбы лучше всего воспринимают вибрацию и низкие частоты, которые создаются другими плавающими существами и легко передаются в воде. Земноводные лучше всего воспринимают звука высокого тона, связанные с их брачными песнями. Исключительной высоты звуки, достигающие 100 тыс. Гц, воспринимаются

летучими мышами и дельфинами при эхолокации. Однако наиболее широкий диапазон у насекомых: от 10 Гц до 200 тыс. Гц. Различение частоты звуков характеризуется той минимальной разницей по частоте двух звуков, которую человек улавливает. Человек способен заметить разницу в 1–2 Гц.

Абсолютная слуховая чувствительность – это минимальная сила звука, слышимого человеком в половине случаев его звучания. В области от 1 тыс. до 4 тыс. Гц слух человека облачает максимальной чувствительностью. В этой зоне лежат и речевые поля. Верхний предел слышимости возникает, когда увеличение силы звука неизменной частоты вызывает неприятное чувство давления и боли в ухе. Единицей громкости звука является бел. В быту обычно используют в качестве единицы громкости децибел, то есть 0,1 бела. Максимальный уровень громкости, когда звук вызывает боль, равен 130–140 дБ над порогом слышимости. Если на ухо долго действует тот или иной звук, то чувствительность слуха падает, то есть наступает адаптация. Механизма адаптации связан с сокращением мышц, идущих к барабанной перепонке и к стремечку (при их сокращении изменяется интенсивность звуковой энергии, передающейся на улитку) и с нисходящим влиянием ретикулярной формации среднего мозга.

Слуховой анализатор обладает двумя симметричными половинами (бинауральный слух), таким образом, для человека и животных характерен пространственный слух – способность определять положение источника звука в пространстве. Острота такого слуха велика. Человек способен определить расположение источника с точностью до 1 градуса. Это связано с тем, что если источник звука находится в стороне от средней линии головы звуковая волна приходит на одно ухо раньше и с большей силой, чем на другое. Кроме того, на уровне задних холмов четверохолмия найдены нейроны, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

Возрастные особенности слухового анализатора

Несмотря на раннее развитие слухового анализатора, орган слуха у новорожденного ребёнка ещё не вполне сформирован. У него имеет место относительная глухота, которая связана с особенностями строения их уха. Наружный проход у новорожденного короткий и узкий и, в первое время, расположен вертикально. У детей до года наружный слуховой проход состоит из хрящевой ткани, и только в последующие годы его основа окостеневает. Барабанная перепонка толще, чем у взрослого человека и расположена почти горизонтально.

Полость среднего уха у новорожденных заполнена амниотической жидкостью, что затрудняет колебание слуховых косточек. Постепенно эта жидкость рассасывается и в полость уха из носоглотки через евстахиеву трубу проникает воздух. Слуховая труба у детей толще и короче, чем у взрослых, что создает особые условия для попадания микробов, слизи и

жидкости при срыгивании, рвоте, насморке в полость среднего уха. Этим объясняется частое у детей воспаление среднего уха (отит).

Новорожденный ребёнок реагирует на громкие звуки вздрагиванием, прекращением плача, изменением дыхания. Вполне отчётливым слух у детей становится к концу 2-ого – началу 3-го месяца. На втором месяце жизни ребенок дифференцирует качественно различные звука, в 3–4 месяце различает высоту в пределах от 1 до 4 октав, в 4–5 месяцев звуки становятся условными раздражителями, хотя условные пищевые и оборонительные рефлексы на звуковые раздражители вырабатываются уже с 3–5 недельного возраста. К 1–2 годам дети дифференцируют звуки, разница между которыми составляет 1 акт тона, а к 4 годам даже ¾ и ½ тона.

Острота слуха определяется наименьшей силой звука, которая может вызвать звуковое ощущение (порог слышимости). У взрослого человека порог слышимости лежит в пределах 10–12 децибел, у детей 6–9 лет – 17–24 дБ, а у 10–12-летних детей – 14–19 дБ. Наибольшая острота звука достигается к среднему и старшему школьному возрасту (14–19 лет). Низкие тоны дети воспринимают лучше, чем высокие. В развитии слуха у детей большое значение имеет общение со взрослыми. У детей надо развивать слух слушанием музыки, обучением игре на музыкальных инструментах.

Вестибулярный анализатор

Все организмы на Земле развиваются в гравитационном поле, поэтому для ориентировки по отношению к нему животные имеют датчик положения тела. Орган равновесия состоит из двух частей: отолита, обладающего большей или меньшей свободой перемещения в пределах органа, и системы рецепторов, воспринимающих положение или перемещение этой массы в органе. Иначе воспринимаются угловые ускорения. Эти структуры представляют собой каналы, заполненные жидкостью, в стенках которых располагаются рецепторные клетки.

В процессе эволюции вестибулярная система прошла несколько этапов. Подобие гравитационного рецептора намечается уже у одноклеточных: это мюллеровские пузырьки, заполненные круглыми минеральным камешками. У кишечнополостных уже появляются все основные элементы сенсорной и моторной систем для оценки и удержания равновесия. По краю купола у них располагаются статоцисты, рядом находится сенсорная клетка с ресничкой. Статоцисты у моллюсков представлены парными периферическими пузырьками. Статоцисты головоногих моллюсков подобны лабиринту позвоночных.

Вестибулярный аппарат передаёт информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. Рецепторы вестибулярного анализатора в покое или в условиях прямолинейного движения не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов

вызывают перераспределение скелетной мускулатуры таким образом, чтобы обеспечить сохранение равновесия тела.

Вестибулярный аппарат располагается в лабиринте пирамиды височной кости. Он состоит из преддверия и трёх полукружных каналов, располагающихся во взаимноперпендикулярных плоскостях. Каждый канал образует расширение – ампулу. Кроме того, в вестибулярный аппарат входят два перепончатых мешочка: круглый – саккулюс – и овальный – утрикулюс. В них находится отолитовый аппарат – скопление рецепторных клеток в виде возвышений или пятен, носящих название макул. Выступающая в полость клетка оканчивается одним подвижным волоском и 60–80 склеенными неподвижными волосками. Над ними находится желеобразная мембрана. Она содержит отолиты – кристаллики карбоната кальция. Возбуждение рецепторных клеток происходит при скольжении отолитовой мембраны по волоскам.

Полукружные каналы представляют собой изогнутые полукругом трубки, открытые обоими концами в овальный мешочек. Правый и левый передние каналы располагаются в вертикальной полости ампулами наружу. Задние тоже располагаются в вертикальной полости, но расширенными концами вниз. Наружные каналы располагается в горизонтальной плоскости. Благодаря такому расположению любое движение головы находит отражение в сигналах от полукружных каналов. В полукружных каналах, заполненных эндолимфой, рецепторные клетки сконцентрированы только в ампулах в виде крист (гребешок). При движении эндолимфы при угловых ускорениях волоски сгибаются в одну сторону, то есть волосковые клетки возбуждаются, а при противоположно направленном движении – тормозятся.

В волосковых клетках как преддверия, так и ампул при сгибании волосков генерируются рецепторные потенциалы. Эти сигналы передаются окончаниям волокон вестибулярного нерва, для которого характерна спонтанная активность. Частота разрядов повышается или уменьшается при поворотах головы в разные стороны. Волокна этого нерва обладают способностью к адаптации. Тела вестибулярных нейронов находятся во внутреннем слуховом канале (ганглии Скарна), аксоны этих клеток образуют вестибулярную часть 8-ой пары черепно-мозговых нервов. Вестибулярный нерв заканчивается в продолговатом мозге в вестибулярных ядрах, которые получили название бульбарного вестибулярного комплекса. От него отходит три основных проекционных системы:

- вестибулоспинальная, заканчивающаяся в передних сегментах спинного мозга на мотонейронах, которые управляют мускулатурой тела человека;
- вестибулоокулярная, играющая важную роль в регуляции движений глаз;
- вестибуломозжечковая, обеспечивающая тонкую координацию и регуляцию движении человека.

Вестибулярные импульсы, как и импульсы других модальностей поступает в кору через таламические нейроны. В височной коре есть две проекционные вестибулярные области: основная в передней части и дополнительная, расположенная каудальнее.

Нейроны вестибулярных ядер осуществляют синтез информации от разных источников. При этом осуществляются различные реакции:

- вестибулоспинальные обеспечивают изменение импульсации нейронов спинного мозга. При этом осуществляется динамическое перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия;
- вестибуловегетативные, при которых изменяется деятельность сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. При сильных, нагрузках на вестибулярный аппарат возникает патологический симптомокомплекс – болезнь движения (морская болезнь). Она проявляется в учащении, а затем замедлении сердечного ритма, сужении, а затем расширении сосудов, усилении сокращения желудка, головокружении и тошноте. Эти реакции возникают в результате повышения чувствительности вестибулярного аппарата и его нервных центров. Склонность к болезни движения может быть устранена тренировкой (качели) и применением лекарственных средств;
- вестибулоглазодвигательные, выражающиеся в глазном нистагме. Это ритмическое движение глаз в противоположную вращению головы в сторону, которое сменяется резким скачком обратно. Нистагм является показателем состояния вестибулярной системы и широко используется в медицине.

Разрушение преддверия и полукружных каналов вызывает потерю равновесия. Голубь после разрушения лабиринта не может летать. При разрушении лабиринта, с одной стороны, у животных происходит вращение тела вокруг продольной оси. При разрушении всех полукружных каналов животные в первое время не могут производить какие-либо движения, через некоторое время двигательные функции восстанавливаются за счет зрения.

Чувствительность вестибулярного аппарата определяется на вращающемся кресле или путем создания токов эндолимфы при вливании в ухо холодной и теплой воды. Вестибулярный аппарат хорошо приспосабливается к условиям невесомости (на 5 сутки возвращается к норме). Чувствительность вестибулярного аппарата здорового человека довольно велика: отолитовый аппарат воспринимает ускорение примерно 2 см/с^2. Порог различения наклона в сторону – 1 градус, а вперед и назад – 2 градуса.

Вестибулярный аппарат созревает у детей раньше, чем другие анализаторы и у 6-месячного плода развит почти, как у взрослого. Возбудимость его существует с рождения и тренируется у ребенка при его укачивании. Новорожденный может определить положение тела во внешней среде.

В раннем возрасте глазной нистагм слабо выражен. У детей вестибулярный аппарат более возбудим, чем у взрослых, в норму возбудимость возвращается у девочек – к 10–11 годам, а мальчиков – к 12–14 годам. Если регулярно заниматься спортом, то эта адаптация наступает на 2–3 года раньше.

Обонятельный анализатор

Хеморецепторные структуры, воспринимающие запахи, впервые появились у насекомых и были локализованы в антеннах. У всех позвоночных обонятельный анализатор представлен обонятельным эпителием с рецепторными, опорными и базальными клетками.

У человека рецепторы обоняния расположены в верхних носовых ходах. Обонятельный эпителий находится в стороне от главного дыхательного пути. Он содержит около 100 млн. рецепторных клеток, расположенных между опорными клетками. На поверхности каждой рецепторной клетки находится периферическое утолщение – обонятельная булава, из которой выступает 6–12 волосков. Каждый волосок содержит систему фибриллярных нитей, которые на поперечном срезе обнаруживают расположение, характерное для ворсинчатых структур рецепторных клеток большинства других органов чувств: пара в центре и девять пар вокруг кольцом. Эти волоски погружены в жидкую среду, которая вырабатывается боуменовыми железами. Волоски в 10 раз увеличивают площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. Кроме того, они выполняют и двигательную функцию, захватывая молекулы пахучего вещества. В булаве генерируется рецепторный потенциал. Он образуется в результате взаимодействия молекулы пахучего вещества со специализированным белком, встроенным в мембрану рецептора.

При действии пахучих веществ на поверхности обонятельного эпителия возникает медленное отрицательное колебание потенциала амплитудой 5-10 мВ, длящееся несколько секунд, его запись называется электроольфактограммой. Микроэлектродное отведение потенциалов отдельных рецепторных клеток показало, что существует различие в реакциях разных рецепторных клеток, что существуют различия в реакциях разных рецепторных клеток на пахучие вещества. Рецепторный потенциал приводит к образованию импульсного возбуждения, передающегося по волокнам обонятельного нерва в обонятельную луковицу (первичный центр обонятельного анализатора).

Аксоны рецепторных клеток входят в обонятельную луковицу. Она имеет следующее строение. Первый слой – наружный сетевидный – образован сплетением тонких безмякотных волокон. Здесь они перераспределяются по клубочкам, которые образуют второй слой. В каждом клубочке происходит синаптическое переключение сигналов от большого числа рецепторных клеток на меньшее число нейронов обонятельной луковицы. Третий слой образован ветвлениями боковых дендритов митральных клеток

и состоит из тел этих же клеток. Следующий слой образован телами и аксонами пучковых клеток и носит название внутреннего сетевидного слоя. В самом центральном слое располагаются многочисленные зернистые клетки, которые своими короткими отростками создают множество межнейронных соединений. Такая организация первого этапа центральной обработки обонятельной информации создаёт условия для её начального анализа.

Одиночные обонятельные рецепторы отвечают на раздражение увеличением частоты импульсации, которая зависит от качества и интенсивности стимула. Адаптация в обонятельном анализаторе происходит медленно (до 1 минуты) и зависит от скорости потока воздуха и концентрации пахучего вещества. Обоняние является исключительно острым и тонким чувством. Человек ощущает запах вещества при самом незначительном его содержании в воздухе, даже тогда, когда ни химический, ни спектральный анализ не может его обнаружить. Чувствительность обонятельного анализатора велика: 1-я обонятельная рецепторная клетка может быть возбуждена одной молекулой пахучего вещества. Если в 1 л воздуха содержится всего 1 миллионная часть грамма эфира, человек уже ощущает его запах. Ещё более чувствителен орган обоняния к запаху сероводорода, наличие которого в 1 л воздуха в количестве 1 миллиардной г уже вызывает ощущение запаха. Запах мускуса ощущается при его концентрации десятимиллионной г в 1 л воздуха. Чувствительность обонятельного анализатора животных ещё выше. Изменение интенсивности действия вещества оценивается человеком достаточно грубо (30–60% от исходной концентрации). У собак этот показатель в 3–6 раз меньше.

Каждый обонятельный рецептор отвечает не на один, а на многие пахучие вещества, однако, отдавая предпочтение некоторым из них, то есть рецепторы обладают различной настройкой на разные группы веществ. На этом основано кодирование запахов и их опознание в центрах обонятельного анализатора. При электрофизиологическом исследовании установлено, что параметры ответа зависят от пахучего вещества, также при этом изменяется мозаика возбуждённых и заторможенных участков обонятельной луковицы.

Особенностью обонятельного анализатора является то, что его афферентные волокна не переключаются в таламусе, а идут прямо в обонятельную луковицу. Выходя из неё обонятельный тракт состоит из нескольких пучков, которые направляются в различные отделы переднего мозга. Эти проекции рассматриваются как ассоциативные центры, обеспечивающие связь обонятельной системы с другими сенсорными системами.

Нюхание одних пахучих веществ таких как, например, ванилин, даёт только ощущение запаха, многие другие, кроме того, вызывают вкусовые, тактильные, температурные и даже болевые ощущения. Так, наряду с запахом хлороформа возникает ощущение сладкого, ментола – холода, формальдегида – «покалывание» в носу и т.д. Поэтому различают вещества чисто ольфактивные, сигналы о действии которых поступают

по обонятельному нерву, и вещества смешанного действия, раздражающие в верхних дыхательных путях и ротовой полости также и другие рецепторы, которые иннервируются тройничным нервом.

Классификация запахов чрезвычайно затрудняется их многообразием, отражающим множественность обонятельных ощущений, вызываемых различными пахучими веществами. Одна из распространённых систем классификации запахов исходит из близости ощущений, вызываемых родственными источниками пахучих веществ, и включает 9 классов: эфирные, ароматические, бальзамические, амбро-мускусные, чесночные, пригорелые, каприловые, противные и тошнотворные. Предпринимались попытки классифицировать запахи, исходя из того, что их разнообразие есть результат комбинаций небольшого числа основных запахов, например, цветочного, кислого, горелого и каприлового. Но эта теория не получила достаточного распространения.

У здорового человека роль этого анализатора сравнительно невелика. Но в некоторых случаях она получает специальное профессиональное развитие, например, у парфюмеров и дегустаторов. Велика его роль в дистантном получении информации людьми, потерявшими зрение и слух. Например, О.С. Скороходова (слепоглухая) в своей книге «Как я воспринимаю окружающий мир» пишет: «… я пользуюсь обонянием так же, как зрячие пользуются зрением, … по запахам в городе я узнаю знакомые или незнакомые мне места». Значение обоняния у здорового человека выявляется при его временном выключении, как это бывает во время насморка. При этом человек в значительной степени теряет способность определять вкус пищевых веществ, хотя вкусовые рецепторы не повреждены.

Около 4/5 новорожденных детей ощущают запахи, но обонятельная чувствительность у них примерно в 10 раз меньше, чем у взрослых, и они не отличают приятные и неприятные запахи. Уже в первые месяцы жизни новорожденные реагируют на сильные запахи сокращением мимических мышц. Различение запахов появляется на 2-3 месяце жизни. Но вследствие недоразвития полости носа у грудных детей обоняние развито меньше, чем у детей в последующие периоды жизни. У дошкольников и школьников обоняние развито больше, чем у взрослого. Обонятельная чувствительность увеличивается до 6-10 лет, а затем постепенно уменьшается. Порог различения запахов с возрастом повышается. Систематические упражнения значительно обостряют обоняние, воспаление слизистой оболочки носа и курение – снижают.

Вкусовой анализатор

Вкусовая рецепция позвоночных выполняет функцию контактной хеморецепции и хорошо развита у рыб. Роль вкусовой системы не ограничивается пищевым поведением, служит для ориентации и определения пригодности воды. В связи с этим у придонных рыб вкусовые луковицы разбросаны по всему телу, на плавниках и жабрах, а у хищников – лишь во рту и глотке.

У земноводных на языке появляются грибовидные сосочки, в верхней части которого располагается единственная вкусовая луковица. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих не выявлено существенных различий в строении вкусовых почек.

Основой вкуса является наличие вкусовых или контактных хеморецепторов, которые возбуждаются небольшим количеством растворённых веществ. Рецепторами вкуса являются вкусовые почки (у человека их до 10 тыс.), расположенные в ротовой полости. Больше всего их на кончике, у основания и по бокам языка. Вкусовая почка имеет вид колбочки, она не достигает слизистой оболочки языка и соединена с полостью рта через вкусовую пору. Противоположный конец граничит с соединительной тканью, отделённой базальной мембраной. Вкусовая почка состоит из 2–6 рецепторных клеток, опорных, базальных и перигеммальных клеток. Вкусовые почки живут всего 250 часов, затем сменяются молодой клеткой, которая образуется на периферии почки и движется к её центру. Каждая из рецепторных клеток имеет 30–40 микроворсинок. В области микроворсинки располагаются стереоспецифические участки рецептора, избирательно воспринимающие молекулы разных веществ. Вкусовые почки располагаются во вкусовых сосочках, большое количество которых находится на кончике, задней части и по краям языка, в середине языка сосочков нет. Вкус мы ощущаем теми участками, где находятся сосочки, поэтому при действии каких-либо веществ на середину языка, вкусовых ощущений не возникает. Имеется четыре вида вкусовых сосочков: нитевидные, грибовидные, желобоватые и листовидные, их верхние и боковые поверхности покрыты вкусовыми почками (см. Лекцию «Пищеварение»).

Для того, чтобы вещество могло подействовать на вкусовой рецептор, необходимо растворить его в жидкости. В обычных условиях таким растворителем является слюна. Если фильтровальной бумагой хорошо просушить язык и на высушенный участок положить кусочек сахара, то человек не будет ощущать сладкого вкуса до тех пор, пока сахар не будет смочен слюной. Для восприятия вкусового ощущения важное значение имеет температура. Горячая и холодная пища понижают вкусовые ощущения. Это можно наблюдать и в повседневной жизни. Сладкий чай, если он горячий, кажется совсем безвкусным. По море остывания он становится все более сладким. Если взять в рот кусочек сахара и запить его холодной водой, то сладкого вкуса также почти не ощущается. Поэтому пробу вкусовых качеств пищи производят только при определённой температуре. Наиболее благоприятной температурой пищи, когда вкус становится наиболее острым, считается 24 градуса. Именно при такой температуре специалисты, распознающие качества и различные сорта вин и сыра на основе их вкусовых качеств, производят оценку этих продуктов.

Специально проведённые исследования показали, что вкусовые сосочки приспособлены к восприятию определённого вкусового ощущения.

Одни сосочки воспринимают преимущественно сладкое, другие – горькое, кислое и солёное. Различные участки языка также приспособлены к определению различных вкусовых ощущений. Например, кончик языка чувствует преимущественно сладкое, корень языка – горькое, а боковые поверхности более чувствительны к кислому и солёному. Вкусовые рецепторы имеют большое значение в жизни организма. С их помощью происходит опробование пищи. При попадании в рот испорченных продуктов они рефлекторно удаляются изо рта выплёвыванием, и наоборот, вкусные продукты вызывают ряд явлений, которые способствуют нормальному пищеварению. Вкусовые рецепторные клетки иннервируются волокнами языкоглоточного, лицевого, тройничного и блуждающего нервов. Передние две трети языка иннервируются язычным нервом и барабанной струной, задняя треть, миндалины и нёбо – языкоглоточным нервом. По волокнам этих нервов информация поступает в ядра одиночного пучка продолговатого мозга. Аксоны второго нейрона в составе медиальной петли поднимаются к дугообразному ядру таламуса, откуда аксоны третьего нейрона направляются к корковым центрам вкуса, находящимся в районе нижнего конца центральной извилины.

Определение вкусовых порогов показало, что пороги вкусового раздражения для разных веществ чрезвычайно различны. Так, горечь хинина обнаруживается при его разведении в миллион раз большем, чем разведение сахара до минимальной его концентрации, дающей ощущение сладкого. На примере кислого и горького вкуса выявлена закономерность: эффективность действия веществ тем больше, чем выше молекулярная масса молекул этого вещества. Порог вкусовой чувствительности у человека зависит от физиологического состояния и может понижаться до полной «вкусовой слепоты». При изменении вкусовой чувствительности возможны две её оценки. Во-первых, возникновение неопределённого вкусового ощущения, отличающегося от вкуса дистиллированной воды, и, во-вторых, возникновение определённого вкусового ощущения. В настоящее время общепринятой является гипотеза о четырех основных вкусовых ощущениях: горьком, сладком, кислом и солёном, которые кодируются различным распределением частоты разрядов в волокнах.

При действии вкусовых веществ наблюдается адаптация, зависящая от концентрации вещества. Адаптация к сладкому и солёному развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и перекрёстная адаптация, то есть изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Например, адаптация к горькому повышает чувствительность к кислому и солёному, адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых ощущений.

Для органа вкуса характерны следующие явления:

- адаптация (после солёного следующее блюдо кажется пресным);

- последовательный контраст (сладкое повышает чувствительность к кислому, солёное – к сладкому, а горечи обладают стимулирующим вкус действием);
- слияние ощущений, возникающее при наличии двух вкусовых веществ (кислое и сладкое создают специфический кисло-сладкий вкус некоторых сортов яблок);
- компенсация (солёное и кислое взаимно уничтожают друг друга).

Фармакологические средства оказывают специфическое действие на вкусовые рецепторы:

- гимневая кислота полностью выключает вкус сладкого и горького, так что кусочек сахара и таблетка хинина оказываются одинаково безвкусными;
- кокаин подавляет чувствительность к горькому, а в больших концентрациях и к другим видам вкуса;
- малые дозы алкоголя стимулируют восприятие сладкого и горького.

Профессиональная тренировка обуславливает обострение всех видов вкуса, но у работников кондитерской фабрики наблюдается значительное снижение чувствительности к сладкому, вероятно, в результате избыточного потребления сахара.

Мы уже знаем, что все вкусовые ощущения возникают в результате смешения четырёх вкусов: кислого, горького, сладкого и солёного, а также их взаимодействия с тактильными, болевыми и обонятельными ощущениями. Этим объясняется такой вкус, как «едкий», связанный с раздражением болевых рецепторов полости рта, «острый», зависящий от примеси обонятельных ощущений, «кисловатый», который возникает при вяжущем действии дубильных веществ тактильной модальности. Определённый интерес представляет вопрос о зависимости между строением вещества и его вкусом. Так, солёным вкусом обладают все соли, хотя с разным привкусом, кислым – все кислоты, неорганические и органические, имеющие свободные водородные ионы. Однако некоторые кислоты не подчиняются этому правилу. Например, салициловая кислота сладкая, пикриновая – горькая. Сладкий же вкус имеют не только сахара, но и многие вещества разной химической природы, которые содержат или не содержат дульциногенные (создающие сладость) группы. Ещё менее ясна химическая основа горького вкуса, который имеют основания, алкалоиды, амиды, сульфиды, йодистые соединения и другие.

Новорожденным свойственны все четыре ощущения вкуса, и они отличают приятный вкус от неприятного. В момент рождения рецепторы вкуса развиты лучше обонятельных. Вкусовая чувствительность у новорожденных к горькому, кислому и, особенно, к сладкому меньше, чем у взрослых. На сладкие растворы новорожденный реагирует сосанием и глотанием, на горькие, кислые и солёные – сокращением мимической мускулатуры. Особенно хорошо вызываются врождённые двигательные рефлексы при действии растворов, дающих ощущение сладкого и горького.

Латентный период этих двигательных рефлексов через 1–3 дня после рождения – 2,3 с, к 9–10 годам он доходит до 0,3 с. С 1-ого месяца жизни условный сосательный рефлекс легче всего образуется на сладкие растворы, а с 1,5 месяцев можно образовать условный мигательный рефлекс на воду. Уже в первые месяцы жизни у детей образуются дифференцировочные тормозные условные рефлексы на вкусовые раздражения. С 2 до 6 лет вкусовая чувствительность увеличивается, у школьников она мало отличается от взрослых, к старости уменьшается. С возрастом в нормальных гигиенических условиях вкус тренируется и улучшается. Нарушение питания и болезни понижают у детей вкусовые ощущения.

Соматосенсорный анализатор

Каждый организм имеет наружный покров, отделяющий тело от внешней среды. Через него организм и получает информацию об изменениях окружающей среды и со стороны других организмов. У беспозвоночных сенсорная функция покровов сводится в основном к дистанстной тактильной рецепции механических раздражителей. У многоклеточных беспозвоночных, начиная с кишечнополостных уже существует специализированная сенсорная система. Впервые у плоских червей происходит дифференциация на хемо- и механорецепторы, а последние делятся на контактные тактильные и дистантные. У членистоногих тактильным рецептором является трихоидная сенсилла, обслуживаемая одним биполярным нейроном. Эпидермальные рецепторы перестают работать как диффузная нервная система, а функционируют теперь как дискретные рецепторные органы. У позвоночных животных тело покрыто кожей, которая содержит три категории рецепторов, реагирующих на разные модальности раздражителей. Наиболее примитивной является болевая или концептивная рецепция, терморецепция и механорецепция или тактильная чувствительность.

В коже позвоночных различают два слоя: эпидермис и собственно кожу. Эпидермис состоит из многослойного эпителия, наружные слои которого ороговевают и слущиваются. Сильное слущивание наблюдается при некоторых заболеваниях, например, в детском возрасте при скарлатине. Глубокий ростковый слой образует новые клетки, они замещают отмершие. Эпидермис содержит пигмент меланин, который защищает ниже лежащие ткани от чрезмерных световых воздействий. Вместе с наполненными кровью сосудами, которые просвечиваются, пигмент придаёт коже определённый цвет. Кроме того, эпидермис содержит кератин – стойкий волокнистый белок, устойчивый к воде, химическим веществам и ферментам.

Собственно кожа образована волокнистой соединительной тканью, с большим количеством коллагеновых и эластичных волокон, что обуславливает её упругость. В ней различают два слоя: сосочковый и сетчатый. Сосочковый слой образует выступы в сторону эпидермиса. В них заложена густая капиллярная сеть. В некоторых местах они отсутствуют: в коже лба

и ушных раковинах. Наибольшей высоты сосочки достигают в местах наибольшей чувствительности. Это ладони, подошвы и пальцы рук. Они образуют капиллярный рисунок, что используется для опознания. Сетчатый слой состоит из плотной фиброзной соединительной ткани. От неё зависит прочность кожи, она без резкой границы переходит в подкожную клетчатку.

В волосистой коже основным типом рецепторов являются свободные нервные окончания, которые представляют собой разветвления нервных волокон. Еще одним видом окончаний являются волосяные мешочки, они состоят из плотных корзинчатого вида разветвлений и тонких нервных волокон вокруг волосяного фолликула. В глубоких слоях кожи находится небольшое количество специализированных рецепторов.

В коже без волосяного покрова выявлены свободные нервные окончания, а также морфологически дифференцированные образования. К ним относятся тельца Мейснера, располагающиеся в коже пальцев, ладоней и подошв. Это конусовидные тельца, покрытые капсулой, свободные различать лёгкое прикосновение и осуществлять пространственное и временное тактильное различение. В более глубоких слоях кожи, в дерме, в подкожной клетчатке располагаются диски Меркеля, реагирующие на статические изменения прикосновения и давления. Третьим видом дифференцированных рецепторов являются тельца Пачини. Они могут рассматриваться как обобщённая модель механочувствительного органа. Тельца представляют собой наиболее крупные до 0,4–0,7 мм в длину специализированные образования, напоминающие луковицу. Она состоит из многослойной наружной капсулы, внутренней колбы и заключённой в неё части афферентного волокна. Пространство внутри заполнено ликвором. Наружная капсула телец состоит из 30–40, внутренняя капсула из 60 плотно прилегающих друг к другу пластин. В центре пластинчатые структуры плотно примыкают к нервному волокну. Тельце специализировано для сигнализации о быстрых изменениях прикосновения – давления. Максимальная чувствительность этого органа на вибрационный стимул лежит в пределах 200-300 Гц.

Рецепторная поверхность кожи равна 1,5–2 $м^2$. Теорий кожной чувствительности довольно много. Наиболее распространенная говорит о наличии специфических рецепторов для 3 основных видов кожной чувствительности: тактильной, температурной и болевой. Согласно этой теории в основе разного характера кожных ощущений лежат различия импульсов в афферентных волокнах, возбуждаемых при различных видах кожных раздражений. Возбуждение кожных рецепторов происходит следующим образом. Механический стимул деформирует мембраны рецептора. В результате этого увеличивается её проницаемость для натрия. Появляется ионный ток, приводящий к генерации рецепторного потенциала. Если он достигает критического уровня деполяризации, то генерируются импульсы, распространяющиеся по волокну. По скорости адаптации

кожные рецепторы делятся на быстро- и медленноадаптирующиеся. Наиболее быстро адаптируются тактильные рецепторы, расположенные в волосяных сумках, а также тельца Гольджи. Адаптацию обеспечивает капсула, так как она проводит быстрые и гасит медленные изменения давления. Эта адаптация приводит к тому, что мы перестаём ощущать давление одежды и т.д.

В коже человека насчитывается примерно 500 тыс. тактильных рецепторов. Порог возбудимости в разных участках тела различен. Наибольшая возбудимость у рецепторов кожи носа, кончиков пальцев и слизистой оболочки губ, наименьшая – кожи живота и паховой области. Одновременный пространственный порог (наименьшее расстояние между рецепторами, при котором одновременное раздражение кожи вызывает два ощущения), наименьший у тактильных рецепторов и наибольший – у болевых рецепторов. Способность человека раздельно воспринимать прикосновение к различным точкам кожи отличается в разных её участках. На слизистой языка этот порог составляет 0,5 мм, а на спине – 6 мм. У тактильных рецепторов также наименьший временный порог – интервал времени между двумя последовательными раздражениями, при котором вызываются два отдельных ощущения.

Кожа высших животных и человека богата не только механорецепторами разного вида, но и рецепторам иного рода модальностей. Поэтому осязательные ощущения, складывающиеся из сигналов от механорецепторов разного типа в сочетании от других кожных рецепторов, оказываются весьма информативными, о чём свидетельствует «тактильная речь» слепоглухонемых.

Терморецепторы располагаются в коже, на роговице глаза, в слизистых оболочках, в центральной нервной системе – в гипоталамусе. Они делятся на специфические и неспецифические. Первые возбуждаются лишь температурными воздействиями, вторичные отвечают и на механическое раздражение. Терморецепторы представлены тепловыми рецепторами (тельца Руффини), расположенные на глубине 0,3 мм, и холодовыми (колбы Краузе), расположенные на глубине 0,17 мм. Так как последние расположены ближе к поверхности тела, то могут возбуждаться и теплом при температуре больше 45^0С (ощущение холода при погружении в горячую ванну). Большинство терморецепторов обладает фоновой активностью и реагирует повышением частоты импульсов на изменение температуры. Для этого достаточно изменения в 0,2 градуса. Постоянная частота импульсации у тепловых рецепторов наблюдается в диапазоне от 20 до 50 градусов, а у холодовых – от 10 до 40 градусов. Наиболее важным фактором, влияющим на активность терморецепторов, является не изменение температуры, а её абсолютное значение.

Следующий вид кожной чувствительности – это болевая. Он наиболее важна, так как свидетельствует об опасности в самом организме и вне его.

До сих пор не решён вопрос о наличие специфических болевых рецепторов и адекватных им раздражений. Существует две гипотезы возникновения болевого раздражения. Первая говорит о существовании специфических болевых рецепторов (свободных нервных окончаний) с высоким порогом раздражения. Согласно второй теории специфических болевых рецепторов не существует и боль возникает при сверхсильном раздражении любых рецепторов. Подтверждением второй теории являются следующие факты. Наличие боли при касании роговицы, не имеющей кроме свободных нервных окончаний другого рецепторного аппарата. Другим фактом является наблюдение за восстановлением иннервации кожи после перерезки нерва, когда прорастающие первые свободные нервные окончания обуславливают грубую болевую протапатическую чувствительность, которая по мере формирования тактильных и температурных рецепторов сменяется тонкой эпикрической чувствительностью. При проведении ноцицептивных сигналов участвуют быстро проводящие миелинизированные волокна группы А δ_1 со скоростью проведения 20-30 м/с и А δ_2 со скоростью 7-17 м/с, а также медленно проводящие немиелинизированные группы С с малой скоростью проведения 0,5-2,0 м/с. Однако даже проводимые волокнами группы А ноцицептивные сигналы дают болевое ощущение позже тактильного. В соответствии с этим отмечается двойное ощущение боли: вначале чёткое по локализации и короткое, а потом – длительной и сильное. Убеждаемся в этом, ударив ребром ладони по краю стола, когда только после ощущения удара начинает медленно нарастать боль.

Причиной боли считают нарушение метаболизма клетки и изменение pH, что возникает при токсическом влиянии на дыхательные ферменты при прямых механических и термических воздействиях, при повреждении клеточных мембран и подходящих к нему капилляров. Адаптация болевых рецепторов возможна (игла в коже), но важной особенностью этих рецепторов является отсутствие ощутимой адаптации. Болевые раздражения сопровождаются рядом вегетативных реакций: повышение мышечного тонуса, частоты сердечных сокращений и дыхания, кровяного давления. При болевых воздействиях на кожу человек локализует их достаточно точно. При заболеваниях внутренних органов могут возникать отражённые боли, проецирующиеся в определённые части кожной поверхности (при стенокардии – боли в левой лопатке и руке). Наблюдаются и обратные процессы: при воздействии на активные точки кожи, включается цепь вегетативных рефлексов (используется при рефлексотерапии). Для уменьшения боли используется множество лекарственных средств. Они делятся на местные и общие по локализации действия. Первые (новокаин) блокируют возникновение и проведение болевых сигналов от рецепторов в спинной мозг. Лекарственные средства общего действия (эфир) снижает ощущение боли, блокируя передачу импульсов между нейронами коры и ретикулярной формации. Сейчас широко применяются нейропептиды (вазопрессин,

окситоцин), которые меняют активность передачи в синапсах классическими медиторами, то есть между первым и вторым сенсорными нейронами.

Информация от кожных рецепторов передаётся в мозг по лемнисковому и спиноталамическому трактам. Лемнисковый путь состоит из толстых и быстропроводящих миелинизированных нервных волокон. Он передаёт сигналы о прикосновении и давлении на кожу, о движениях в суставах. Его отличительной способностью является быстрая передача точной информации, дифференцированной по силе и месту действия. Первые нейроны этого пути находятся в спинальном ганглии, аксоны в составе пучков Голля и Бурдаха идут в продолговатый мозг, где сигналы передаются на вторые нейроны. В ядре тонкого пучка сосредоточены вторые нейроны тактильной чувствительности. Аксоны этих нейронов образуют медиальную петлю и после перекреста на уровне олив направляются в специфические ядра таламуса. Здесь находятся 3-й нейрон лемниского пути, аксоны которых идут в соматосенсорную зону коры. По мере перехода на более высокий уровень изменяются свойства нейронов: увеличивается рецептивное поле, становится более длительным ответ. Для корковой части анализатора характерна четкая топическая организация. Площадь представительства части тела определяется её значимостью.

Спиноталамический путь отличается от лемнискового. Его первые нейроны также расположены в спинальном ганглии, откуда они посылают в спинной мозг медленно проводящие немиелинизированные нервные волокна. Эти нейроны имеют большие рецептивные поля. Вторые нейроны локализуются в сером веществе спинного мозга, а их аксоны направляются после перекреста на спинальном уровне в неспецифические ядра таламуса. Здесь находится третий нейрон, который лишь частично даёт проекции в соматосенсорную кору. Спиноталамический путь более медленно передает сигналы, слабо дифференцирует раздражитель и обладает менее четкой топической локализацией функции. Он служит для передачи температурной, тактильной и болевой чувствительности. Болевая чувствительность на уровне коры практически не представлена. Высшим центром болевой чувствительности является таламус, где 60% нейронов реагирует на болевое раздражение.

Существует и третий путь передачи кожной чувствительности – латеральный тракт Морина: I нейрон располагается в задних рогах спинного мозга, II нейрон – в боковых рогах шейных сегментов спинного мозга. Его аксоны после перекрёста сливаются с лемнисковым путём. Этот путь образован наиболее толстыми волокнами и передаёт информацию о сильных деформациях кожи. Все эти пути заканчиваются в ядрах таламуса, а затем информация поступает в кору больших полушарий. Первичная соматосенсорная область занимает постцентральную извилину, вторичная соматосенсорная область примыкает к слуховой зоне.

Новорожденные дети уже имеют высокую тактильную чувствительность. Она максимальна в области рта, глаз, лба, ладоней и подошв ног. Кожа предплечья и голени менее чувствительна, а ещё менее чувствительна кожа плеч, живота, спины и бёдер. Это соответствует степени чувствительности взрослого человека. Однако точная локализация раздражений в течение первого года жизни отсутствует, так как в этом возрасте в коже сравнительно мало свободных нервных окончаний, недоразвиты проводящие пути и зона кожно-мышечной чувствительности в коре больших полушарий. С годами возбудимость тактильных рецепторов возрастает и достигает максимума к 17-27 годам. Умственное утомление приводит к резкому снижению тактильной чувствительности кожи. Например, после пяти образовательных уроков у школьников она может уменьшиться в 2 раза.

На холод и тепло новорожденные реагируют со значительно большим латентным периодом, чем взрослые. На холод реакция сильнее, чем на тепло. Наиболее чувствительна к теплу кожа лица. Ощущение боли имеется у новорожденных, но без точной локализации. На повреждающие раздражения кожи, вызывающие болевые раздражения (укол булавкой) новорожденные реагируют движениями уже на 1–2 день после рождения, но слабо и с большим латентным периодом. Кожа лица наиболее чувствительна к болевым раздражениям, латентный период в данном случае такой же, как у взрослого человека. Реакция новорожденного на действие электрического тока значительно слабее, чем у старших детей. При этом они реагируют лишь на такую силу тока, которая невыносима для взрослых. Это объясняется недоразвитием центростремительных путей и большой сопротивляемостью кожи. Локализация боли, вызванная раздражением рецепторов внутренних органов, отсутствует даже у детей 2–3 лет. Точная локализация всех раздражений кожи в первые месяцы или в первый год жизни отсутствуют. К концу 1-ого года жизни дети легко различают механические и термические раздражения кожи.

Хеморецепторные сенсорные системы

Хеморецепция является одним из древнейших видов чувствительности. Она представляет собой восприятие химическим стимулов из окружающей среды. Хеморепторные участки мембраны обнаружены у доядерных организмов. У простейших существует дифференциальная чувствительность к химическим воздействиям. У организмов донервного уровня развития наблюдаются дифференировочные реакции на химические раздражители общего типа. Хеморецепция является ведущей у моллюсков, наибольшего развития среди беспозвоночных она достигла у членистоногих. хеморецепторные структуры представлены сенсиллами. Особенно высокую чувствительность проявляют насекомые к феромонам – веществам, вырабатываемым особями того же вида.

Химическую чувствительность разделяют на общую химическую чувствительность, вкус и обоняние. Хеморецепторы обладают очень высокой чувствительностью и специфичностью, способны к возбуждению даже при контакте с несколькими молекулами веществ, являются дистантными. Вкусовые хеморецепторы, контактные, являются рецепторами средней чувствительности и возбуждаются небольшими количеством растворённых веществ. Рецепторы общего химического чувства представляют собой малочувствительные и малоспецифичные рецепторные окончания, раздражение которых вызывает защитные реакции. Хеморецепция представляет человеку информацию об окружающей среде, пище, наличии токсических веществ, влияет на его эмоциональное состояние и поведение.

Проприоцептивный анализатор

В мышцах располагаются проприорецепторы. Они впервые появляются у многоклеточных беспозвоночных, значительное развитие получили у членистоногих (наружные и внутренние кутикулярные). У позвоночных присутствуют только внутренние проприорецепторы.

В мышцах располагаются 3 типа рецепторов: первичные и вторичные мышечные веретена и сухожильные рецепторы Гольджи. Мышечные веретёна представляют собой продолговатые образования, покрытые сверху капсулой. Внутри находится пучок мышечных волокон, которые называются интрафузальными. Другие мышечные волокна располагаются параллельно им, но не покрыты капсулой и называются экстрафузальными. Интрафузальные волокна бывают двух типов: ядерно-сумчатые и ядерно-цепочечные. Первые представляют собой толстые и длинные волокна. Второй вид волокон – короткие и тонкие с ядрами, расположенными друг за другом.

На интрафузальных волокнах спирально располагаются первичные и вторичные чувствительные окончания. Импульсация, идущая по первичным афферентам, на спинальном уровне поли- и моносинаптически возбуждает мотонейроны своей мышцы и через тормозный интернейрон тормозит мотонейроны мышцы-антагониста. Вторичные афференты полисинаптически возбуждают мотонейроны сгибателей и тормозят мотонейроны разгибателей. В расслабленной мышце количество импульсов, идущих от веретён, невелико. Веретена реагируют на удлинение мышцы. Причём, первичные афференты реагируют на скорость удлинения, а вторичные – на длину мышцы.

Веретёна имеют и эфферентную иннервацию. К ним подходят аксоны от гамма-мотонейронов. Это гамма-эфференты, которые делятся на динамические и статистические. Первые усиливают реакцию на скорость удлинения мышцы, а вторые – на длину. Таким образом, веретёна реагируют на два действия: периферическое – изменение длины мышцы и центральное – изменение уровня активации гамма-системы.

Сухожильные рецепторы Гольджи находятся в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием. Они плохо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при её сокращении. Эти рецепторы передают информацию о силе мышц по вторичным афферентам. На спинальном уровне они через интернейроны вызывают торможение мотонейронов собственной мышцы и возбуждение мотонейронов мышцы-антагониста. Информация от мышечных рецепторов передаётся тем же путём, что и импульса от кожных рецепторов.

Что касается возрастных особенностей проприорецепторов, то их возбудимость увеличивается с возрастом: наименьшая она у младших школьников, наибольшая – у старших. Также наблюдается её увеличение у школьников в часы уроков труда, физкультуры, занятий в спортивных залах, и наименьшая – на общеобразовательных уроках, во время подготовки к занятиям. Возбудимость проприорецепторов повышается в первой половине дня и снижается во второй. У старших школьников умственная деятельность (30-минутное чтение художественной литературы) повышает возбудимость проприорецепторов, а это в свою очередь, приводит к последующему повышению умственной активности, то есть работоспособности.

Висцеральный анализатор

Висцеральный анализатор связан с интерорецепторами, то есть рецепторами, расположенными во внутренних органах. Раздражение их производится изменениями химического состава крови и содержимого пищеварительного канала, колебаниями кровяного давления, растяжением и сжатием бронхов и лёгких при вдохе и выдохе, растяжением мочевого пузыря и желчного пузыря, сокращением мускулатуры пищеварительного тракта. К интерорецепторам висцерального анализатора относятся хеморецепторы и механорецепторы. Хеморецепторы включают следующие группы рецепторов:

- хеморецепторы пищеварительного тракта (хеморецепторы 12-перстной кишки при раздражении соляной кислотой желудочного сока вызывают рефлекс замыкания пилорического сфинктера, регулирующего переход пищи из желудка);
- хеморецепторы системы кровообращения (каротидный клубочек, хеморецепторы интимы сосудов, аорты и периферических артерий и вен);
- хеморецепторы дыхательной системы, реагирующие на повышенную концентрацию углекислого газа (рефлекторная одышка);
- хеморецепторы выделительной системы и половых органов;
- хеморецепторы в скелетной мускулатуре, железах внутренней секреции, костном мозге, лимфатической системе.

Другой также многочисленной группой висцеральных рецепторов являются механорецепторы. Они делятся на следующие группы:

- механорецепторы сосудистой системы: барорецепторы каротидного синуса и аорты, которые вызывают депрессорный рефлекс и барорецепто-

ры в области полых вен, вызывающие прессорный эффект. Благодаря этим рефлексам поддерживается постоянство артериального давления. В сосудах практически всех органов имеются механорецепторы, дающие начало рефлексам кровообращения и дыхания;

- механорецепторы в альвеолах лёгких, посылающие по блуждающим нервам сигналы о растяжении и спадении лёгких, обеспечивают регуляцию чередования вдоха и выдоха. В этих рефлексах участвуют также механорецепторы плевры бронхов;
- механорецепторы пищеварительного аппарата посылают сигналы, необходимые для организации перистальтики и перехода пищи из отдела в отдел. Кроме того, эти рецепторы дают начало рефлексам на другие системы органов (торможение сердечных сокращений лягушки при ударе по кишечнику);
- механорецепторы мочевого пузыря вызывают рефлексы запирания уретры, что позволяет накапливать в пузыре мочу, а также рефлекторное изменение деятельности почек, уровня кровяного давления и частоты дыхания;
- механорецепторы половой системы являются источником сигналов, изменяющих кровообращение, дыхание и другие функции.

Проводниковый отдел висцерального анализатора представлен в основном блуждающим, чревным и тазовым нервами. Блуждающий нерв передаёт афферентное влияние в центральную нервную систему по тонким волокнам с малой скоростью от всех органов грудной и брюшной полости, чревный нерв – от желудка, брыжейки, тонкого кишечника, а тазовый – от органов малого таза. Импульсы от интерорецепторов проходят по задним и вентролатеральным столбам спинного мозга. Интероцептивная информация поступает в ряд структур ствола мозга и подкорковые образования. Так в хвостатое ядро поступают сигналы от мочевого пузыря, в таламус - от многих органов брюшной полости. В гипоталамусе имеются проекции чревного и блуждающих нервов. В мозжечке обнаружены нейроны, реагирующие на раздражение чревного нерва.

Высшим отделом висцерального анализатора является кора головного мозга. Подтверждением этого является нарушение условных рефлексов на механические и химические раздражения внутренних органов при удалении некоторых участков коры: сигмовидной извилины, лимбической коры и сенсомоторных зон. Возбуждение интерорецепторов одних органов (прямой кишки, мочевого пузыря) приводят к возникновению чётких, локализованных ощущений. В то же время возбуждение интерорецепторов сердца, сосудов, печени, почек, селезёнки не вызывает ясных осознанных ощущений, то есть сигналы имеют подпороговое значение. И.С.Сеченов называл их «тёмными, смутными» ощущениями. Только при выраженном патологическом процессе в том или ином внутреннем органе эти сигналы доходят до сознания и сопровождаются болевыми ощущениями. Изменение состояния внутренних органов, которое фиксируется висцеральным

анализатором, даже если оно не осознаётся, значительно влияет на поведение, настроение и самочувствие человека. Это связано с тем, что интероцептивные сигналы доходят до разных уровней центральной нервной системы вплоть до коры большого мозга, что может приводить к изменениям активности многих нервных центров, выработке новых условных рефлексов.

У новорожденных и детей младшего дошкольного возраста значение висцерального анализатора очень велико. С развитием психики влияние раздражения интерорецепторов на поведение ребёнка постепенно уменьшается. По мере формирования психических функций главная роль начинает принадлежать раздражениям внешних органов чувств, вызывающих двигательные рефлексы скелетных мышц. Слова, соответствующие непосредственным условным раздражителям мышечной работы, тем больше влияют на работу внутренних органов, чем младше ребёнок.

Взаимодействие анализаторов

При изучении анализаторных систем возникает вопрос, насколько достоверно отражают реальную действительность наши ощущения с помощью органов чувств. В 1840 году И.Мюллер выдвинул предположение о том, что органы чувств не могут служить нам для истинного познания окружающего мира, так как всякое раздражение вызывает в организме человека не только процессы, свойственные воспринимающему органу, но и процессы, независящие от свойств раздражителя. Данный вывод был сделан на основании того, что и адекватные и неадекватные раздражения какого-либо органа чувств вызывают одно и то же ощущение. Например: механическое раздражение органа слуха вызывает ощущение звука, удар по глазу – ощущение света, электрическое раздражение языка сопровождается вкусовым ощущением. На этом основании был выдвинут закон специфической энергии, суть которого состояла в том, что характер реакции рецептора не зависит от особенностей раздражителя, а определяется заложенной энергией в самом организме. Согласно этому закону, мы не в состоянии создать представление о свойствах окружающего мира на основании своих ощущений. Основоположник физиологической оптики Г. Гельмгольц исследовал оптическую систему глаза. Он открыл аберрацию, астигматизм, мутность преломляющих сред и, в результате, пришёл к выводу, что зрительные ощущения не могут передавать действительную картину окружающего мира, и что мы видим не истинные предметы, а их символы, иероглифы.

В настоящее время доказано, что в центральных мозговых отделах под контролем двигательной практики происходит перестройка сигналов от рецепторов, которая формирует правильные образы. Кроме того, формированию реальной картины окружающего мира способствует такое явление как взаимодействие анализаторов. В 1904 г. академик И.П. Павлов на заседании научного общества впервые демонстрировал явление усиле-

ние звукового восприятия под действием света. Перед аудиторией помещался экран, периодически освещавшийся и затемнявшийся. Во время освещения звучавший камертон слышался более громко, чем во время затемнения экрана. Музыкантами отмечен факт усиления громкости звука при освещении, поэтому для лучшего восприятия музыки в концертных залах обычно не гасят свет. Благодаря совместной деятельности анализаторов расширяется восприятие окружающего мира.

Взаимодействие анализаторов проявляется и в соощущениях. Например, всем известно ощущение холода, «бегающих мурашек» по коже от скрежета ножом по стеклу. Здесь на человека действует звуковой раздражитель – скрежет, он его слышит, но одновременно возникает ощущение холода – оно является соощущением. У некоторых музыкантов музыкальные звуки вызывают различные окрашенные, цветовые ощущения. Это дает им возможность обозначить различным цветом характер тех или иных звуков, причем одни и те же звуки у разных людей окрашиваются в свой цвет. Встречаются люди, у которых при действии световых раздражителей возникают слуховые ощущения.

Взаимодействие анализаторов проявляется и во взаимном повышении или понижении их возбудимости. Например, обтирание кожи холодной водой повышает зрение в сумерках, а теплой – понижает. Взаимосвязь анализаторов обусловлена переходом возбуждения с центростремительных путей одного анализатора на другой. Так, в области четверохолмия возможна иррадиация возбуждения со зрительных путей на слуховые и наоборот.

Взаимосвязь анализаторов очень важна в тех случаях, когда человек лишается того или иного вида чувствительности. У слепых отсутствие зрения компенсируется обострением осязания и слуха. Точечная азбука даёт возможность овладеть письменной речью благодаря осязаемой выпуклости точек. Слепоглухонемые, пользуясь обонянием, могут сосчитать количество людей в комнате и т.д. Это объясняется тем, что воспринимающие зоны в коре больших полушарий функционируют совместно. Так, у слепых благодаря постоянной тренировке совершенствуются нервные связи между слуховой и кожно-мышечной зонами. У слепоглухонемых особенно развиты связи между проприорецепторами и центрами органов осязания и вкуса. У глухих и глухонемых взаимосвязаны зоны зрительной и кожно-мышечной чувствительности. Одновременное функционирование разных воспринимающих зон коры больших полушарий осуществляет взаимный контроль органов чувств (посредством осязания контролируется зрение и т.д.).

Тема 10
УСЛОВНЫЕ И БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Основы рефлекторной теории

Исторические аспекты рефлекторной теории. Идею о том, что организм, наделенный нервной системой, способен отвечать на действие внешних раздражителей по типу «кнопка–ответ», высказал французский философ и врач Рене Декарт (XVII в.). Термин «рефлекс» был введен Иржи Прохазкой (конец XVIII в.). Огромный вклад в разработку рефлекторной теории внесли выдающиеся российские физиологи – И.М. Сеченов, И.П. Павлов, А.А. Ухтомский, П.К. Анохин и ряд других ученых.

В своей знаменитой книге «Рефлексы головного мозга» И.М. Сеченов в 1863 году утверждал, что все сознательное и бессознательное совершается по типу рефлекса (рефлекс–отражение). В этой же книге он обосновал идею о том, что рефлекторная деятельность происходит с участием тормозных процессов в ЦНС, существование которых он доказал экспериментально.

И.П. Павлов в начале XX века сделал решающий шаг в понимании сущности рефлекторной деятельности ЦНС. Разделяя идею о рефлексе как основе деятельности ЦНС, И.П. Павлов выделил особый класс рефлексов, который он назвал «условными рефлексами». На протяжении более трех десятилетий он подробно изучил условные рефлексы и сформулировал важное положение о том, что в основе высшей нервной деятельности человека и животных лежат условные рефлексы, которые формируются на базе безусловных рефлексов за счет появления временных связей.

А.А. Ухтомский в 1923 году создал учение о доминанте – это одно из самых фундаментальных представлений, позволяющих понять принцип рефлекторной деятельности мозга.

В работах И.М. Сеченова, И.П. Павлова и А.А. Ухтомского были сформулированы и обоснованы основные принципы рефлекторной теории, в том числе принцип детерминизма (причинности), принцип анализа и синтеза и принцип единства структуры и функции. Согласно этим принципам, любой рефлекс возникает под влиянием определенной причины, т.е. он причинно обусловлен. Рефлекс представляет собой внешнее отражение процессов анализа и синтеза сенсорных сигналов, происходящих в соответствующих отделах спинного или головного мозга. Для формирования и реализации рефлекса необходимо наличие в нервной системе определенных структур (нейронов), объединенных соответствующим образом друг с другом и имеющих необходимое функциональное состояние, обеспечивающее их взаимодействие.

П.К. Анохин – один из учеников И.П. Павлова, считал, что все многообразие деятельности человека и животного можно объяснить на основе

созданной им концепции функциональных систем (ФС), механизмы которых лежат в основе целенаправленной деятельности человека. Эта концепция представляет собой следующий этап в развитии рефлекторной теории, так как позволяет понять, каким образом используется и организуется тот огромный запас сформированных в процессе филогенеза и онтогенеза рефлексов. Ему принадлежит идея о существовании в мозговых структурах таких функциональных блоков, как блок афферентного синтеза, блок принятия решения, блок эфферентного синтеза, блок акцептора результата действия.

В основе функциональной организации деятельности ЦНС лежит рефлекторный (отражательный) принцип – любые проявления работы мозга, по существу, можно расценивать как ответы на те или иные внешние и внутренние воздействия. В настоящее время существуют различные варианты определения термина «рефлекс». *Рефлекс* (от лат. reflexus – повернутый назад, отраженный) – закономерная ответная реакция организма на действие раздражителя, возбуждающего сенсорные рецепторы, которая осуществляется при обязательном участии ЦНС.

Промежуток времени от приема информации от рецептора до ответной реакции составляет 1–5 с, и называется *латентным* (скрытым) *периодом*, или *временем рефлекса*. Оно складывается из многих факторов – восприятие раздражителя, проведение возбуждения по афферентному пути, передача возбуждения на эфферентный нейрон, проведение возбуждения от этого нейрона к мышце, переход возбуждения через нервно-мышечный синапс, инициация сокращения. При этом время, в течение которого происходит передача возбуждения в структурах ЦНС, получило название центрального времени рефлекса (ЦВР). Этот показатель отражает число синапсов, входящих в состав данной рефлекторной дуги.

Осуществление любого рефлекса – от простейшего отдергивания руки при ожоге до сложной сознательной деятельности человека – требует обязательного выполнения четырех основных операций: 1) прием информации от рецептора, 2) расшифровка этой информации и программирование адекватного ответа, 3) реализация ответа путем передачи сигнала к исполнительным органам (мышцам, железам), 4) контроль за правильностью осуществления программы. Последний этап замыкает круг непрерывной циркуляции нервных импульсов, формируя рефлекторное кольцо. При этом рецепторы воспринимают не только раздражения, но и ответ на них. Рецепторный контроль за ходом реализации запрограммированного ответа позволяет ЦНС своевременно зарегистрировать отклонения от намеченного плана и внести нужные поправки.

Рефлекторная дуга и ее основные звенья. Структурной основой рефлекса является *рефлекторная дуга*, или *рефлекторный путь*. *Рефлекторная дуга* – это совокупность образований, необходимых для осуществления рефлекса. В случае безусловных рефлексов рефлекторная дуга формируется независимо от жизненного опыта индивидуума, т.е. ее становление генетически запрограммировано. Условно-рефлекторный процесс требует создания новой рефлекторной дуги на базе дуги безусловного рефлекса. Генетически запрограммированная цепь нейронов является лишь компонентом вновь создаваемой цепи нейронов.

Элементарная рефлекторная дуга безусловного рефлекса состоит из пяти основных звеньев. Она начинается рецепторами, которые трансформируют энергию внешнего раздражения в энергию нервного импульса. Импульс с участием афферентного нейрона поступает в центральную нервную систему, где непосредственно или опосредованно (через вставочный нейрон) передается на эфферентный нейрон, аксон которого передает команду в виде потенциала действия эффектору (мышечному волокну, секреторной клетке, другому нейрону).

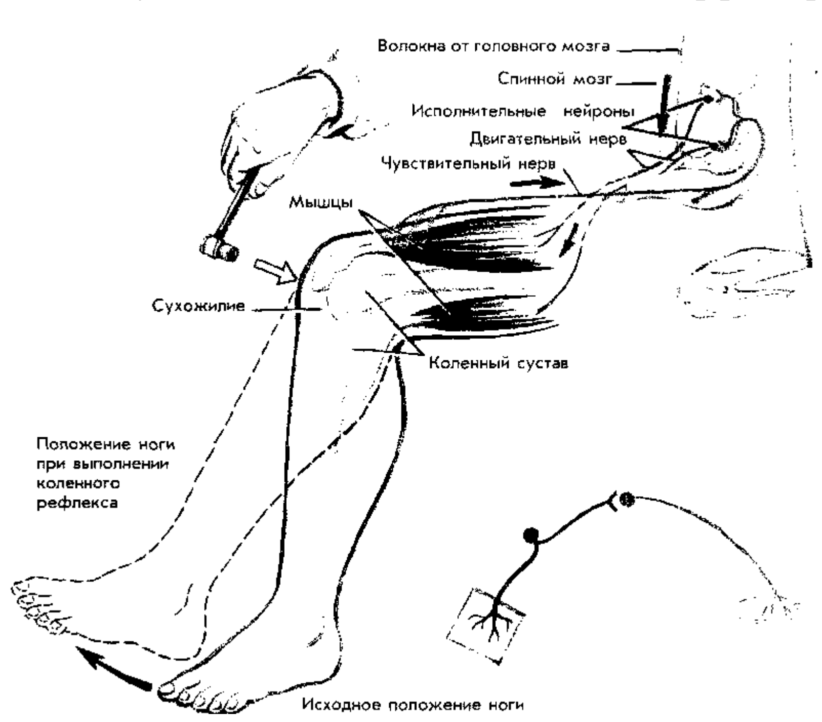


Рис. 12. Простая рефлекторная дуга разгибательного коленного рефлекса.

В зависимости от сложности рефлекторной дуги (судят по величине центрального времени рефлекса) различают моно- и полисинаптические рефлекторные дуги.

Самая простая рефлекторная дуга – *моносинаптическая*. Она состоит из двух нейронов – афферентного и эфферентного. Обычно латентный период достигает в таком случае 50–100 мс, а центральное время рефлекса достигает 3,5 мс. Примером моносинаптического рефлекса являются спинальные рефлексы, возникающие в ответ на растяжение мышцы, например, коленный рефлекс (рис. 12).

Чаще дуга рефлекса представлена тремя и более последовательно соединенными нейронами – афферентным, вставочными и эфферентным. Их называют *полисинаптическими* рефлексами. Центральное время рефлекса у них больше – 3,5 мс. Примером таких рефлексов является сгибательный рефлекс, возникающий при раздражении рецепторов кожи серной кислотой. Все дуги условных рефлексов являются полисинаптическими, причем часть нейронов, входящих в состав их дуги, обязательно находятся в коре большого мозга (рис. 13).

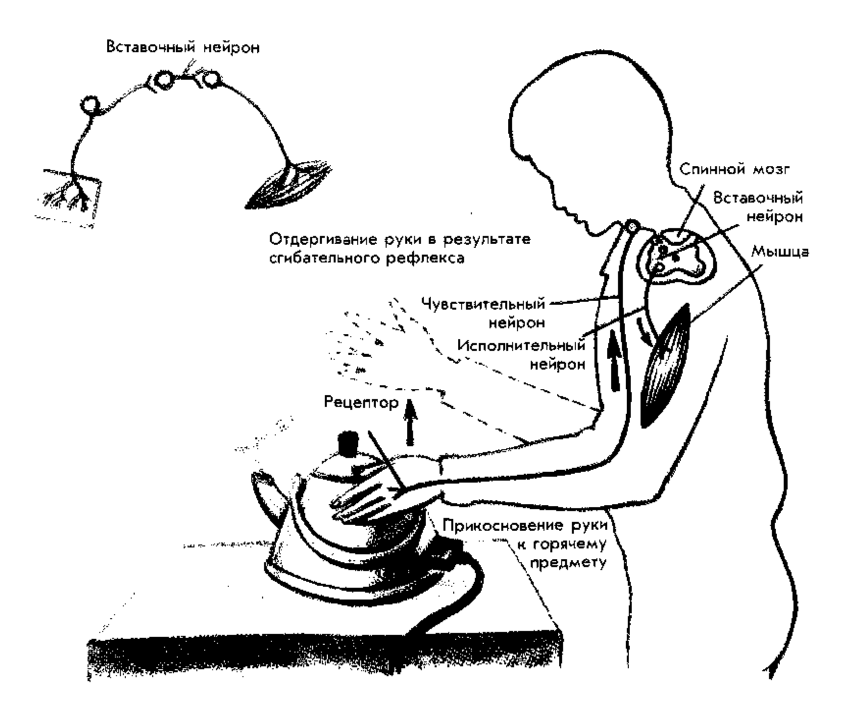


Рис. 13. Сложная рефлекторная дуга сгибательного рефлекса.

Рефлекторное кольцо, или рефлекторный круг, – это совокупность образований для осуществления рефлекса и передачи информации о характере и силе рефлекторного действия в ЦНС. Оно включает в себя рефлекторную дугу и обратную афферентацию от эффекторного органа в ЦНС.

Рецептивное поле – это определенный участок воспринимающей чувствительной поверхности организма с расположенными здесь рецепторными клетками, раздражение которых вызывает рефлекторную реакцию. Рецептивные поля разных рефлексов имеют определенную локализацию, а рецепторные клетки – соответствующую специализацию для оптимального восприятия адекватных раздражителей.

Рецепторы как начальное звено рефлекторной дуги. В зависимости от локализации, если рассматривать организм снаружи внутрь, различают следующие виды рецепторов: 1) экстероцепторы (экстерорецепторы) воспринимают раздражение из внешней среды (от лат. экстернус – наружный). Они расположены в наружных покровах тела (коже и слизистых оболочках) и входят в состав сенсорных систем организма; 2) проприоцеп-

торы (проприорецепторы) располагаются глубже – в опорно-двигательном аппарате, т.е. в толще стенок собственно тела (от лат. проприус – собственный). Они воспринимают раздражения в суставных капсулах, связках, фасциях, сухожилиях, мышцах; 3) интероцепторы (интерорецепторы) получают раздражения при изменениях химического состава внутренней среды организма и давления в тканях и органах (от лат. интернус – внутренний, находящийся внутри).

Таким образом, каждый слой нашего организма пронизан рецепторами. Они перерабатывают различные раздражения в нервный импульс, который по нервным волокнам в качестве закодированной информации поступает в мозг. Формы рецепторов, которыми располагает организм человека и животных для объективного восприятия изменений, происходящих во внешней и внутренней среде, весьма многообразны. Экстероцепторы регистрируют воздействие тепла, холода, давления, механического повреждения и прикосновения; проприоцепторы воспринимают информацию о положении тела в пространстве, о земном притяжении, о состоянии мышц и сухожилий; интероцепторы информируют о состоянии внутренних органов, сосудов и т.п.

Многообразие рецепторов, которыми располагает человек, обеспечивает ему объективную информацию об окружающем мире, о процессах, в нем протекающих. Нарушение какого-либо рецепторного канала компенсируется двумя-тремя дублирующими информационными системами и не нарушает объективности восприятия. Так, положение тела в пространстве контролируется в основном тремя системами – органом зрения, вестибулярным аппаратом внутреннего уха и проприоцепторами. Нарушение правильного представления о положении тела в пространстве приводит к расстройству движений человека, к неустойчивости, шаткости походки. Но если нарушен только один рецепторный канал, то нарушения координации движений не происходит, поскольку дублирующие каналы поступления информации в мозг сохранены. Так, точность движений не страдает при слепоте или при нарушении чувствительности мышц и сухожилий, но при сочетании этих расстройств (что бывает относительно редко) возникает неустойчивость, ходьба затрудняется. Необходимость получения максимально полной информации о внешнем мире определяет, с одной стороны, разнообразие рецепторов, а с другой – формирование специальных центров анализа каждого рецепторного канала и центров сопоставления и суммирования информации, поступающей по дублирующим каналам. Именно поэтому нервная система состоит из двух отделов: центральной нервной системы, представленной спинным и головным мозгом, и периферической, представленной нервами, связывающими различные рецепторы с ЦНС и в обратном направлении – ЦНС с рабочими (исполнительными) органами – мышцами и железами.

Классификация рефлексов

С учетом уровня эволюционного развития выделяют шесть основных видов рефлексов: 1) элементарные безусловные рефлексы; 2) координационные безусловные рефлексы; 3) интегративные безусловные рефлексы; 4) сложнейшие безусловные рефлексы, или инстинкты; 5) элементарные условные рефлексы; 6) сложные формы высшей нервной деятельности.

Элементарные безусловные рефлексы представлены простыми рефлекторными реакциями, осуществляемыми на уровне отдельных сегментов спинного мозга. Они имеют местное значение, вызываются локальным раздражением рецепторов данного сегмента тела и проявляются в виде локальных сегментарных сокращений поперечно-полосатой мускулатуры. Функциональная роль этой категории рефлексов заключается в обеспечении простейших приспособительных реакций к внешним воздействиям местного значения, а также в приспособительных изменениях отдельных внутренних органов.

Координационные безусловные рефлексы представляют собой согласованные действия локомоторной функции или комплексные реакции вегетативных функциональных объединений внутренних органов. Эти рефлексы вызываются раздражением определенных групп внешних или внутренних рецепторов, а их эффект формирует сложные координационные акты сокращения и расслабления, возбуждения или торможения деятельности ряда внутренних органов.

Функциональное назначение координационных безусловных рефлексов – формирование на базе локальных элементарных безусловных рефлексов целостных, целенаправленных локомоторных актов или гомеостатических систем организма.

Интегративные безусловные рефлексы представляют собой дальнейший шаг в интеграции отдельных безусловных рефлексов, осуществляющих сложные двигательные локомоторные функции организма в тесной связи с вегетативным обеспечением, формируя тем самым комплексные поведенческие акты, имеющие определенное биологическое значение. Рефлекторные реакции этого типа инициируются такими биологически важными стимулами, как пищевые и болевые раздражители. Интегративные безусловные рефлексы всегда носят целостный системный характер, включая достаточно выраженные соматические и вегетативные компоненты. Их реализация оказывается весьма пластичной, тесно связанной со многими сильно развитыми проприоцептивными обратными связями, обеспечивающими точную коррекцию выполняемого сложного поведенческого акта в соответствии с изменениями в состоянии организма. Пример такой реакции – ориентировочная реакция. Биологическое значение последней заключается в перестройке организма, которая обеспечивает оптимальную подготовку к восприятию и быстрому анализу нового неизвестного сигнала в целях организации рационального ответа.

Сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) представляют собой видовые стереотипы поведения, организующиеся на базе интегративных рефлексов по генетически заданной программе. В качестве запускающих раздражений выступают стимулы, имеющие отношение к питанию, защите, размножению и другим биологически важным потребностям организма.

Сложнейшие безусловные рефлексы образованы последовательными интегративными реакциями, построенными таким образом, что завершение одной реакции становится началом следующей. Адаптивность инстинктов усиливается благодаря наслоению на сложнейшие безусловные рефлексы условных, приобретаемых на ранних этапах онтогенеза.

Элементарные условные рефлексы проявляются в интегративных реакциях, вызываемых ранее индифферентными раздражителями, приобретающими сигнальное значение в результате жизненного опыта или подкрепления их безусловными сигналами, имеющими биологическое значение. Основным принципиальным отличием этой категории рефлекторных реакций является то, что они образуются в процессе индивидуальной жизни. Условно-рефлекторные реакции образуются, усложняются, видоизменяются на протяжении всей жизни; наиболее простые из них формируются в раннем возрасте. Условнорефлекторные реакции дают возможность организму заблаговременно отвечать на приближающиеся жизненно важные ситуации. В психической сфере деятельности человека условные рефлексы закладывают начало ассоциативному способу мышления.

Сложные формы высшей нервной деятельности представлены психическими реакциями, возникающими на основе интеграции элементарных условных рефлексов и аналитико-синтетических механизмов абстрагирования. Абстрагирование от конкретного содержания безусловных подкрепляющих раздражителей обеспечивает возможность более полного и целостного восприятия окружающего мира, адекватного прогнозирования и программирования поведения. В качестве вызывающих подобные реакции стимулов обычно выступают сложные комплексные раздражители.

За вековой период систематического изучения рефлексов накопилось много вариантов их классификации. В основу различных классификаций рефлексов положены самые разнообразные критерии (табл. 2).

Таблица 2 – Классификация рефлексов

Критерий классификации	Виды рефлексов
А. Безусловные, или врожденные, рефлексы	
Появление в филогенезе (по А.Б. Когану)	Элементарные, координационные, интегративные, а также сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты)
Изменение в онтогенезе	Постоянные, рудиментарные, исчезающие с определенного периода онтогенеза, возникающие в период полового созревания
Состояние здоровья	Рефлексы здорового организма, патологические рефлексы (возникающие, например, при нарушении функции спинного мозга)

Критерий классификации	Виды рефлексов
Число синапсов	Моносинаптические, полисинаптические
Тип рецепторов, активация которых вызывает рефлекс	Экстероцептивные (болевые, температурные, тактильные); интероцептивные (хеморецепторные, барорецепторные, осморецепторные); проприоцептивные (с рецепторов мышц, сухожилий и суставов)
Локализация рефлексогенных зон, т.е. скопление рецепторов	Аортальные, каротидные (с зоны сонной артерии), кожные, сухожильные, сердечные, сосудистые, висцеральные, мышечные
Отдел мозга, необходимый для реализации рефлекса	Спинно-мозговые, стволовые (бульварные, мезенцефальные, понтийные), диэнцефальные, мозжечковые
Системы мозга, ответственные за реализацию рефлекса	Вегетативные (симпатические, парасимпатические, метасимпатические), двигательные, сенсорные
Эффекторный орган, деятельность которого изменяется при реализации рефлекса	Сердечные, сосудистые, дыхательные, бронхиальные, мышечные, слюноотделительные, желчеотделительные, терморегуляционные
Функция или эффект, возникающий при реализации рефлекса	Дыхательный, чихательный, кашлевой, сосательный, жевательный, слюноотделительные, желчеотделительные, сокоотделительные, всасывательные, хватательный, локомоторный, статокинетические, статические, миотатические, разгибательные, сгибательные, нистагм глаз, эрекционный, эякуляционный, дефекационный, мочеиспускательный, ортостатический, клиностатический и др.
Биологическое значение	Пищевые, питьевые, оборонительные, защитные, половые, родительские и т.д.
Потребности, удовлетворяемые при реализации рефлекса (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (питьевые, пищевые, рефлексы цикла «сон–бодрствование», оборонительные, рефлекс экономии сил); зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, рефлексы лидера в стае и подчиненного самца, рефлексы хозяина занимаемой территории и рефлексы пришельца), рефлексы саморазвития (рефлекс свободы, или рефлекс рабства, подражательные, игровые, ориентировочные)
Б. Инстинкты (сложные безусловные рефлексы)	
Потребности, удовлетворяемые при реализации инстинкта (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (пищевые, питьевые, оборонительные, регулирующие цикл «сон–бодрствование», рефлекс экономии сил), зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, стадные, инстинкты доминирования и территориального поведения, включая инстинкты миграции, инстинкты эмоционального резонанса) и инстинкты саморазвития (поисково-исследовательские, или информационные, инстинкты сопротивления, или рефлекс свободы, инстинкты превентивной «вооруженности» – имитационные и игровые)
В. Условные, или приобретенные, рефлексы	
Вид условного раздражителя	Натуральные и искусственные
Вид рецепторов, на которые воздействует условный сигнал	Экстероцептивные (при раздражении кожных рецепторов, фоторецепторов, фонорецепторов), интероцептивные (при раздражении барорецепторов, хеморецепторов, волюморецепторов и др.), проприоцептивиые (при раздражении рецепторов мышц, сухожилий и суставов)

Критерий классификации	Виды рефлексов
Вид анализатора или органа, возбуждение которого вызывает рефлекс	Зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, кожные, с мочевого пузыря, с желудка, кишечника и пр.
Вид энергии условного сигнала	Звуковые, световые, температурные, механические
Структура условного сигнала (простой сигнал, сложный сигнал)	Простые (в том числе рефлекс на время) и сложные, или комплексные (рефлексы на одновременные и последовательные комплексные раздражители, рефлексы на цепи раздражителей, ситуационные, или обстановочные, условно-рефлекторное переключение, рефлексы на отношение раздражителей
Совпадение во времени действия условного сигнала и подкрепления	Наличные – совпадающие (короткоотставленные), отставленные и запаздывающие; следовые
Конечный результат рефлекса	Вегетативные, или классические, или рефлексы I типа, или рефлексы Павлова (сердечно-сосудистые, дыхательные, потоотделительные, пищевые, мочевыделительные, половые), оперантные, или инструментальные, или рефлексы II типа, или рефлексы Конорского (разнообразные произвольные двигательные акты), интеллектуальные (артикуляционные, фонационные, мыслительные, мнемические, экстраполяционные и др.)
Потребности, удовлетворяемые при реализации условного рефлекса (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (пищевые, защитные, или оборонительные, статокинетические, локомоторные, гомеостатические), зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, территориальные), идеальные, или духовные, или саморазвития (исследовательские, имитационные, или подражательные; в целом – рефлексы цели)
Сложность (последовательность) формирования условного рефлекса	Рефлексы первого порядка, или первичные рефлексы, и рефлексы высшего порядка (второго, третьего и т.д., либо вторичные, третичные и т.д.)
Область коры, принимающая участие в формировании условного рефлекса	Рефлексы первой (I) сигнальной системы действительности и рефлексы второй (II) сигнальной системы действительности, в том числе реализующие речь, мышление, память, внимание
Наличие действия при реализации условного рефлекса	Положительные (вызывают какое-либо действие) и отрицательные (вызывают торможение деятельности)
Изменение адаптационных возможностей	Повышающие адаптационные возможности организма («полезные» рефлексы), не меняющие их («нейтральные» рефлексы) или снижающие их («вредные» рефлексы, или вредные привычки, патологические рефлексы)
Отсутствие классического начала или классического завершения условного рефлекса (по П.С. Кулакову)	Укороченный условный рефлекс первого типа (не имеющий завершения) и укороченный рефлекс второго типа (не имеющий классического начала); тонический условный рефлекс
Появление в филогенезе (по А.Б. Когану)	Элементарные условные рефлексы и сложные формы высшей нервной деятельности

Все рефлексы в зависимости от их происхождения или способа формирования в процессе индивидуального развития следует разделить на три группы: а) простые безусловные рефлексы; б) сложные безусловные рефлексы, или инстинкты; в) условные рефлексы. Первые две группы рефлексов являются врожденными, т.е. передающиеся по наследству и характерные только для данного вида, а третьи – приобретаются в процессе индивидуального развития. Внутри каждой группы все рефлексы можно разделить в зависимости от того, какие потребности они удовлетворяют (биологические, социальные и идеальные), какие органы и системы участвуют в ответной реакции организма при реализации данного рефлекса, возбуждение каких рецепторов приводит к развитию этих рефлексов (табл. 2).

Основной формой деятельности нервной системы является *рефлекторная.* Все рефлексы принято делить на безусловные и условные.

Безусловные рефлексы – это врожденные, генетически запрограммированные реакции организма, свойственные всем животным и человеку. Рефлекторные дуги этих рефлексов формируются в процессе пренатального развития, а в некоторых случаях – и в процессе постнатального развития. Например, половые врожденные рефлексы окончательно формируются у человека только к моменту половой зрелости в подростковом возрасте. Безусловные рефлексы имеют консервативные, малоизменяющиеся рефлекторные дуги, проходящие главным образом через подкорковые отделы центральной нервной системы. Участие коры в протекании многих безусловных рефлексов необязательно.

Условные рефлексы – индивидуальные, приобретенные реакции высших животных и человека, выработавшиеся в результате научения (опыта). Условные рефлексы всегда индивидуально своеобразны. Рефлекторные дуги условных рефлексов формируются в процессе постнатального онтогенеза. Они характеризуются высокой подвижностью, способностью изменяться под действием факторов среды. Проходят рефлекторные дуги условных рефлексов через высший отдел головного мозга – кору головного мозга.

Безусловные рефлексы. Инстинкты

Безусловный рефлекс – это врожденная видоспецифическая реакция организма, возникающая с обязательным участием нервной системы в ответ на воздействие биологически значимого раздражителя, адекватного для данного вида деятельности. Безусловные рефлексы связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Рефлекторная дуга безусловного рефлекса генетически детерминирована. Она состоит из пяти звеньев.

1. Рецептор – морфофункциональная структура, воспринимающая раздражение и формирующая возбуждение.

2. Афферентный путь, по которому возникшее в рецепторах возбуждение поступает в ЦНС.

3. Участок ЦНС, где возбуждение с афферентного нейрона передается на эфферентный нейрон, через вставочные.

4. Эфферентный путь, по которому возбуждение достигает исполнительного (рабочего) органа.

5. Исполнительный орган, или эффектор.

Таким образом, безусловные рефлексы осуществляются на основе врожденных нервных связей, отражающих филогенетический опыт приспособления к условиям существования. Безусловные рефлексы относительно постоянны, стереотипно проявляются в ответ на адекватное раздражение определенного рецептивного поля и служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов, связанных с индивидуальным опытом.

К безусловным рефлексам относятся, например, выделение желудочного сока при попадании пищи в рот, отдергивание руки при болевом раздражении, питье жидкости при изменении кислотно-щелочного равновесия в организме, мигание при попадании струи воздуха в глаз и т.д.

Система безусловных рефлексов окончательно формируется (дозревает и изменяется) в онтогенезе. На этот процесс накладывает отпечаток внешняя среда. Некоторые рефлексы, проявляющиеся у новорожденных детей, со временем исчезают, другие возникают. Например, у детей к 6 месяцам исчезают рефлексы Моро, Бабинского, а к концу первого года жизни – сосательный рефлекс. К моменту половой зрелости проявляются половые рефлексы.

Безусловные рефлексы могут быть разделены на следующие три группы: *витальные, ролевые, или зоосоциальные, и рефлексы саморазвития*.

Витальные безусловные рефлексы. Они обеспечивают физическое выживание особи. Это питьевые рефлексы, пищевые, рефлексы сна, оборонительные рефлексы – активные и пассивные, рефлекс экономии сил.

Ролевые (или зоосоциальные) безусловные рефлексы. Рефлексы данной группы могут быть осуществлены только в кругу себе подобных. Это половые и родительские рефлексы, рефлексы лидера в стае и подчиненного самца, рефлексы хозяина занимаемой территории и рефлексы пришельца, рефлекс эмоционального резонанса. У стадных и стайных животных проявление этих рефлексов зависит от иерархического положения конкретной особи.

Безусловные рефлексы саморазвития. Посредством осуществления рефлексов саморазвития достигается приспособление особи к каким-то новым для него формам существования. К числу рефлексов саморазвития относятся рефлекс свободы (или рефлекс рабства), подражательные и игровые рефлексы, а также ориентировочный рефлекс. Последний осуществляется при воздействии на организм любого нового раздражителя и является практически наиболее сильным среди всех безусловных рефлексов.

Животное и человек при воздействии на организм нового раздражителя не могут осуществлять даже витальные рефлексы до той поры, пока не будет достигнута убежденность в том, что данный новый раздражитель является индифферентным для организма, не представляет собой угрозы для существования особи. Подражательный и игровой рефлексы направлены на удовлетворение потребности в постоянном вооружении знаниями и навыками. Подражательное поведение обеспечивает передачу опыта от поколения к поколению негенетическим путем. Подражательные рефлексы на ранних стадиях онтогенеза формируют зоосоциальные потребности у животных и социальные потребности у человека. Осуществление игровых рефлексов уточняет и закрепляет формы поведения, направленные на удовлетворение новых формирующихся потребностей.

Система безусловных рефлексов, направленных на удовлетворение как биологических, так и зоосоциальных потребностей, представляет собой очень обширную платформу сложноповеденческих реакций, выполняемых по генетически детерминированным программам. Система безусловных рефлексов обеспечивает выживание особи в относительно стандартных, мало меняющихся условиях внешней среды, но в то же время, в результате осуществления рефлексов саморазвития, дает возможность особи подготавливать саму себя к осуществлению новых форм поведения, которые незначимы для нее на данной стадии онтогенеза, но будут безусловно полезны и значимы в будущей жизни.

Инстинкт (лат. instinctus – побуждение) – жизненно важная целенаправленная адаптивная форма поведения, обусловленная врожденными механизмами, которая реализуется в ходе онтогенетического развития и характеризуется строгим постоянством своего внешнего проявления у данного вида организмов и возникающая на специфические раздражители внешней и внутренней среды организма.

Все инстинкты, реализуемые в поведенческих реакциях животного, направлены на получение полезного результата. В эволюционном аспекте инстинкты рассматривают как переход от безусловно-рефлекторной деятельности к условно-рефлекторной.

В 1964 году немецкий зоолог Г.Э. Циглер описал следующие критерии инстинкта: 1) в основе инстинкта лежат побуждение и способность к действию, являющиеся наследственными свойствами вида; 2) инстинкт не требует предварительного обучения; 3) инстинкт выполняется одинаково у всех нормальных представителей вида; 4) инстинкт соответствует морфологической и физиологической организации животного; 5) инстинкт приспособлен к экологическим условиям обитания вида.

Инстинктивные реакции целесообразны, но эта целесообразность проявляется в относительно постоянных условиях существования. При резком изменении условий окружающей среды инстинкты становятся нецелесообразными.

В основе инстинктивного поведения сложного характера выделяют три основных этапа его осуществления – *подготовительный, поисковый и завершающий.* Прежде всего, для реализации инстинкта необходимо формирование соответствующего биологического влечения, т.е. мотивации. Например, появление чувства голода. Это является подготовительным этапом инстинктивной деятельности, направленной на удовлетворение потребности в пище. Затем животное начинает активно исследовать окружающую среду, отыскивая с помощью органов чувств внешние сигналы, которые бы свидетельствовали о наличии пищи в окружающей среде. Это – поисковый этап инстинктивного поведения, направленного на добывание пищи, который продолжается до тех пор, пока не будет найден пусковой раздражитель – внешний сигнал, запускающий жестко запрограммированную и строго координированную инстинктивную деятельность, т.е. завершающий этап. Например, вид или голос добычи является тем пусковым раздражителем, который вызывает у хищника определенную последовательность двигательных реакций (подкрадывание, нападение, схватывание, умерщвление жертвы, а иногда и перенос туши в другое место). Инстинктивные действия, происходящие на завершающем этапе, т.е. собственно акт еды, практически одинаковы для всех животных данного вида.

П.В. Симонов разделил все инстинкты на три группы – *витальные (биологические), социальные (зоосоциальные, или ролевые) и идеальные, или инстинкты саморазвития.* В основу классификации положены виды потребностей, которые удовлетворяются при реализации соответствующих инстинктов.

Витальные (биологические) инстинкты обеспечивают сохранение индивидуума и вида. К ним относятся пищевые, питьевые, оборонительные инстинкты, инстинкты, направленные на регуляцию цикла «сон–бодрствование», инстинкты экономии силы и другие. Для данной группы инстинктов характерно, что неудовлетворение соответствующей потребности ведет к гибели особи и что удовлетворение потребности не требует участия другой особи того же вида.

Социальные (зоосоциальные, или ролевые) инстинкты реализуются только при взаимодействии с другими особями своего вида. Это половые и родительские инстинкты, стадные инстинкты, инстинкты территориального поведения, включая инстинкты миграции, это инстинкты эмоционального резонанса, в том числе инстинкты формирования групповой иерархии. Во всех данных формах поведения отдельная особь выступает либо в качестве брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца, лидера или ведомого. Все виды этой группы инстинктов носят строгий видоспецифический характер и тесно связаны с уровнем социализации.

Половые инстинкты (инстинкты размножения, или инстинкты сохранения вида) присущи всем организмам, имеющим нервную систему. Эти инстинкты направлены на воспроизведение себе подобных и обеспе-

чивают сохранение вида. Наибольшее развитие половые инстинкты получили у млекопитающих. Эти инстинкты, как правило, включают ряд этапов: 1) половое влечение, или либидо; 2) половой ритуал, или ухаживание; 3) половое взаимодействие (копулятивный, или половой, акт); 4) процесс оплодотворения; 5) беременность; 6) роды; 7) лактацию; 8) воспитание потомства, в основе которого лежат родительские инстинкты. Для организации полового поведения животное должно находиться в определенном гормональном состоянии; кроме того, для реализации половых инстинктов необходимо наличие соответствующих внешних стимулов, а также индивидуального опыта общения с особями своего вида.

Общая характеристика условных рефлексов

Термины «условный рефлекс» и «безусловный рефлекс» были предложены И.П. Павловым (1903). Всю совокупность проявлений нервной деятельности И.П. Павлов разделил на три уровня.

1. Уровень спинного мозга и подкорковых структур. На этом уровне осуществляются безусловные рефлексы как генетически запрограммированные ответы организма на воздействия относительно небольшого числа раздражителей внешней среды. Деятельность этого уровня обеспечивает возможность существования организма в относительно стабильных, не изменяющихся условиях внешней среды. Деятельность этого уровня И.П. Павлов рассматривал как низшую нервную деятельность.

2. Уровень коры головного мозга без ее лобных долей. На этом уровне возникает возможность осуществления условно-рефлекторных актов в ответ на воздействия бесчисленного множества раздражителей, которые сопутствуют во времени воздействиям на организм безусловных раздражителей. Такую деятельность коры головного мозга И.П. Павлов рассматривал как проявление высшей нервной деятельности человека и животного. В то же время он подчеркивал, что у животных и у человека указанные отделы коры больших полушарий мозга являются материальным субстратом для функционирования первой сигнальной системы действительности, т.е. системы, реагирующей на воздействия конкретных факторов внешней среды.

3. Уровень лобных долей коры больших полушарий. По И.П. Павлову, лобные доли, обеспечивая, как и другие участки новой коры, высшую нервную деятельность, у человека являются материальным субстратом второй сигнальной системы действительности, характерной только для человека. Для этой системы специфическим раздражителем выступает слово, обладающее определенным смыслом и заменяющее собой воздействие на организм человека конкретных раздражителей.

Впервые выделив такое явление, как условный рефлекс, И.П. Павлов увидел в нем высшую форму рефлекторной деятельности – реакцию не на биологически значимый раздражитель, а на сигнал, предшествующий этому раздражителю. Реакция человека и животного на сигнал имеет

то преимущество, что позволяет избежать действия раздражителя, если он отрицателен (опасен), или поспешить навстречу этому раздражителю, если он положителен (необходим или приятен).

Кроме того, И.П. Павлов и его сотрудники использовали условный рефлекс как метод для исследования закономерностей ВНД, т.е. деятельности организма, направленной на взаимодействие с внешней средой. Выработка условных рефлексов и изучение их форм явились ключом к пониманию физиологических основ психической деятельности. До настоящего времени в тех физиологических лабораториях, где работают над проблемами ВНД и психофизиологии, почти всегда используют условный рефлекс как инструмент исследований самых различных сторон психики.

Условный рефлекс образуется с помощью однократного или многократного предшествования индифферентного раздражителя: 1) стимулу, вызывающему безусловный рефлекс, или 2) движению, ранее награждаемому едой или избавляющему от наказания. В основе условного рефлекса лежат формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления.

Таким образом, условные рефлексы – индивидуальные, приобретаемые в течение жизни ответы организма на условные раздражители, т.е. на разнообразные биологически незначимые раздражители, действие которых ранее совпадало с действием на организм безусловных раздражителей.

Классификация условных рефлексов

Условные рефлексы бывают различными. Единой классификации их не существует, а предлагается классификация на основе их различных признаков, или критериев.

1. По виду условного раздражителя, вызывающего условный рефлекс, выделяют натуральные и искусственные условные рефлексы.

Натуральными называют условные рефлексы, которые образуются на раздражители, являющиеся естественными, обязательно сопутствующими признаками или свойствами безусловного раздражителя, на базе которого они вырабатываются (например, запах мяса при кормлении им).

Искусственными называют условные рефлексы, образующиеся на стимулы, которые обычно не имеют прямого отношения к подкрепляющему их безусловному стимулу (например, световой раздражитель, подкрепляемый пищей). Натуральные условные рефлексы по сравнению с искусственными рефлексами отличаются большей легкостью образования и большей прочностью.

2. В зависимости от природы рецепторных структур, на которые действуют условные (первоначально индифферентные) раздражители, т.е.

по характеру рецептивного поля, или рефлексогенной зоны, различают экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные условные рефлексы.

Экстероцептивные условные рефлексы образуются при раздражении внешних рецепторов (кожи, глаза, уха, полостей рта, носа), т.е. на стимулы, воспринимаемые наружными (внешними) рецепторами тела, например, фоторецепторами, фонорецепторами, тактильными рецепторами. Экстероцептивными рефлексами, например, являются слюноотделительные условные рефлексы на звуковые раздражители (тон, метроном, звонок) или на кожно-механические раздражители (касалка). Экстероцептивные рефлексы составляют основную массу условно-рефлекторных реакций, обеспечивающих адаптивное поведение животных и человека в условиях изменяющейся внешней среды.

Интероцептивные условные рефлексы вырабатываются при возбуждении интерорецепторов, т.е. рецепторов внутренних органов и кровеносных сосудов физическими и химическими факторами. Такие условные рефлексы способствуют оптимальной регуляции деятельности внутренних органов. В качестве примера интероцептивных условных рефлексов можно привести данные К.М. Быкова. В опытах на собаках он показал, что сочетание раздражения механорецепторов желудка (струей воды через фистулу) с электрическим раздражением лапы у собаки или с кормлением приводит к образованию соответственно двигательно-оборонительного и слюноотделительного интероцептивного условного рефлекса, в результате чего только введение воды в желудок вызывает соответствующую реакцию. В исследованиях Э.Ш. Айрапетьянца электрокожное раздражение лапы у собаки сочеталось с вливанием воды (температура 6°С) в резиновый баллончик, находящийся в изолированной кишечной петле. Тем самым был выработан двигательно-оборонительный рефлекс на температурное раздражение кишки.

Проприоцептивные условные рефлексы формируются в ответ на раздражение собственных рецепторов скелетных мышц (мышечных веретен, сухожильных рецепторов) и суставных рецепторов. Так, Н.И. Красногорский на собаках показал, что пассивное сгибание лапы в голеностопном суставе, подкрепляемое подачей пищи, привело после 20 сочетаний к формированию условного слюноотделительного рефлекса – в этом случае только одно пассивное сгибание вызывало слюноотделение. Проприоцептивные условные рефлексы обеспечивают регуляцию деятельности внутренних органов при двигательной активности; кроме того, часть этих рефлексов можно рассматривать как двигательные рефлексы (двигательные умения и навыки).

3. Условные рефлексы различают также по названию анализатора или того органа, где находятся рецепторы, воспринимающие условный сигнал – зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, с мочевого пузыря, желудка, кишечника и т.д.

4. В зависимости от энергии условного раздражителя различают звуковые, световые и температурные условные рефлексы.

5. В зависимости от структуры условного раздражителя (простые раздражители или сложные) различают простые и сложные (комплексные) условные рефлексы.

Простые рефлексы формируются в ответ на воздействие простого раздражителя (свет, звук). Частным, но биологически важным случаем простых рефлексов является условный рефлекс на время. Это условный рефлекс, для которого условным раздражителем является промежуток времени. Он образуется при систематическом предъявлении безусловного раздражителя через одинаковые интервалы времени. Условный рефлекс на время проявляется в том, что каждый раз по истечении данного интервала времени возникает реакция, ранее вызываемая лишь действием безусловного раздражителя (условный рефлекс на «чистое» время).

6. По соотношению (совпадению) во времени действия условного раздражителя (сигнала) и безусловного раздражителя (подкрепления) выделяют наличные и следовые условные рефлексы.

Наличный условный рефлекс – это условный рефлекс, при котором подкрепление применяется во время действия условного стимула. При наличных рефлексах от начала действия условного сигнала до начала подкрепления (t) проходит не менее 0,5 с, т.е. присоединение безусловного раздражителя к условному сигналу происходит сравнительно быстро. Среди наличных рефлексов выделяют совпадающие, отставленные и запаздывающие. Быстрее всего условный рефлекс образуется при выработке совпадающих рефлексов, а сложнее всего – при выработке запаздывающих рефлексов, для которых характерен длительный период изолированного действия условного раздражителя.

Следовые условные рефлексы формируются в том случае, когда безусловный раздражитель предъявляется сразу же после окончания действия условного раздражителя, в результате чего условный рефлекс возникает на окончание условного раздражителя, а не на его начало, как при наличных рефлексах. Так же, как и отставленные и запаздывающие рефлексы, следовые условные рефлексы реализуются с участием механизмов внутреннего торможения.

7. В зависимости от вида эффектора (и конечного результата), вовлекаемого при реализации рефлекса, различают вегетативные, или классические рефлексы (сердечные, сосудистые, дыхательные, потоотделительные, пищевые, половые и пр.), оперантные (инструментальные) и интеллектуальные (артикуляционные, фонационные, мыслительные, мнемические и пр.) условные рефлексы.

Вегетативный рефлекс – это условные рефлексы (секреторные, двигательные), основные закономерности образования которых открыты И.П. Павловым. Они образуются при сочетании двух раздражителей,

обычно индифферентного и безусловного, вызывающего вегетативный рефлекс, например, выделение слюны.

Частным случаем вегетативных рефлексов являются *соматические, или двигательные,* условные рефлексы, направленные на регуляцию функционального состояния скелетных мышц.

Инструментальные рефлексы (или оперантные рефлексы) представляют собой рефлексы, в которых выполнение определенной (обычно двигательной) реакции в ответ на условный раздражитель является необходимым условием получения подкрепления (выработка по эффекту) в отличие от классических условных рефлексов, где подкрепление дается независимо от наличия условной реакции (выработка по смежности).

К условно-условным рефлексам относятся различные формы трудовых навыков человека. Многочисленными исследованиями показано, что с помощью инструментального рефлекса можно выработать новые формы движений.

Интеллектуальные рефлексы обеспечивают реализацию высших психических функций человека. Элементы этих рефлексов можно наблюдать и у животных.

8. В зависимости от вида потребностей, которые удовлетворяются при реализации условного рефлекса, выделяют биологические, или витальные, условные рефлексы (например, пищевые, оборонительные, статокинетические, локомоторные, рефлексы, поддерживающие гомеостаз, и некоторые другие), зоосоциальные, или социальные (например, половые, родительские, территориальные) и духовные, или идеальные, или рефлексы саморазвития (например, исследовательские, имитационные, или подражательные, игровые).

Все перечисленные рефлексы можно объединить термином «рефлекс цели», предложенным И.П. Павловым. Рефлекс цели – это рефлексы, направленные на достижение определенных целей того или иного индивидуума или вида, т.е. способствующие реализации потребности в пище, к особи противоположного пола и т.д.

9. В зависимости от вида подкрепляющего раздражителя, т.е. по сложности формирования рефлекса, различают условные рефлексы первого и высшего порядка (второго, третьего и более высокого порядка). Условные рефлексы, образованные путем сочетания условного сигнала с безусловным раздражителем, получили название условных рефлексов первого порядка (или первичных условных рефлексов). Те условные рефлексы, которые образованы на основе сочетания внешнего агента с условным сигналом, вызывающим выработанный ранее прочный постоянный условный рефлекс первого порядка, называются условными рефлексами второго порядка (или вторичными условными рефлексами) и т.д. Таким образом, условные рефлексы высшего порядка – это рефлексы, которые образуются на базе ранее выработанного условного рефлекса.

К условным рефлексам высшего порядка у человека относятся условные рефлексы, вырабатываемые на словесный сигнал (слово представляет

здесь сигнал, на который ранее был образован условный рефлекс при подкреплении его безусловным стимулом).

10. В зависимости от областей коры, принимающих участие в реализации рефлекса и вида сигналов (конкретных или абстрактных), выделяют условные рефлексы первой (I) и второй (II) сигнальных систем. Для животных характерны только рефлексы первой (I) сигнальной системы, т.е. на конкретные сигналы внешнего мира.

11. В школе И.П. Павлова было введено понятие «положительный» и «отрицательный» условные рефлексы. В первом случае речь идет об обычном условном рефлексе, который возникает при воздействии условного раздражителя, подкрепляемом безусловным раздражителем. Во втором случае речь идет о формировании того или иного варианта внутреннего торможения на действие индифферентного сигнала. Отрицательный условный рефлекс можно называть как тормозной условный рефлекс.

12. Выделяют группу условных рефлексов, наличие которых повышает адаптационные возможности человека («полезные» условные рефлексы) и группу рефлексов, наносящих вред здоровью («опасные для здоровья», или «вредные» условные рефлексы, «вредные привычки»), а также патологические условные рефлексы, например, спазм коронарных артерий при прослушивании определенного музыкального произведения, ставшего условным сигналом для развития условного сосудосуживающего рефлекса.

13. П.С. Купалов ввел понятие «укороченный условный рефлекс». Он выделил два типа таких рефлексов.

Укороченный рефлекс первого типа не имеет обычного завершающего эффекторного конца, а укороченный рефлекс второго типа не имеет обычного начала, т.е. протекающий как бы без внешнего раздражителя. Согласно П.С. Купалову, рефлексы первого типа вызывают не внешнюю деятельность организма, а определенное функциональное состояние нервных центров. Из взаимосвязанной цепочки условных рефлексов формируется длительно текущий нервный процесс, связывающий различные этапы протекания процессов условного возбуждения в одном рефлексе или системе рефлексов. Условный рефлекс второго типа лежит в основе механизма условно-рефлекторной регуляции общего функционального состояния коры полушарий.

Сходства и различия между условными и безусловными рефлексами

Форма ответа организма на воздействия безусловного и условного раздражителя одинакова, т.е. по своей внешней выраженности безусловный и условный рефлексы идентичны. И условные, и безусловные рефлексы возникают в ответ на раздражение, то есть их реализация причинно обусловлена (детерминирована). Обе группы рефлексов осуществляются на базе сформированных рефлекторных дуг, т.е. обязательно имеют материальную основу.

Различия же между безусловными и условными рефлексами многообразны.

Прежде всего, они проявляются в характере раздражителя, вызывающего рефлекс. Безусловные рефлексы вызываются воздействием на организм биологически значимых адекватных безусловных раздражителей, приложенных к определенному рецептивному полю, а условные рефлексы вызываются при воздействии на организм любого, биологически незначимого раздражителя на любое рецептивное поле, но при условии, что этот раздражитель воздействовал на организм во временной сцепке с воздействием безусловного раздражителя.

Безусловные рефлексы являются врожденными реакциями организма, характерными для всех представителей данного вида животных, т.е. они являются видовыми. Так, только что вылупившийся из яйца цыпленок сразу же начинает клевать, новорожденный теленок – сосать. Все кошки при виде опасности, которой они не могут избежать, выгибают спину и фыркают. Собаки при нападении на них рычат и лают. Ежи свертываются в клубок. Это оборонительные безусловные рефлексы. У разных видов животных они проявляются по-разному, но у животных одного вида безусловные рефлексы одинаковы. Условные же рефлексы – это реакции, которые возникают в процессе индивидуального развития, на основе «жизненного опыта». Иначе говоря, условные рефлексы являются индивидуальными реакциями, позволяющими конкретному индивидууму оптимально адаптироваться к условиям существования. Следовательно, для каждой особи существует свой комплекс условных рефлексов, свой жизненный опыт. Важно подчеркнуть, что выработка условных рефлексов идет на протяжении всей жизни. Так, если щенят до определенного возраста кормить только одним молоком, то у них вырабатывается прочный условный рефлекс на молоко – на вид и запах молока у них выделяется слюна и обнаруживается двигательная пищевая реакция. Хлеб и мясо никакой реакции не вызывают. Но стоит несколько раз покормить щенят мясом, как на вид и запах мяса будет выделяться слюна.

Для реализации безусловных рефлексов не требуется участие коры больших полушарий – они могут осуществляться на уровне спинного мозга и мозгового ствола (все эти рефлексы входят в состав сформированного в процессе филогенеза и наследственно передающегося фонда рефлекторных реакций). Так, если у кошки или собаки удалить кору больших полушарий, а затем вливать в рот кислоту, то и в этом случае у них будет выделяться слюна. В то же время для выработки и реализации условных рефлексов участие коры больших полушарий является, как правило, обязательным условием. Например, собаки без коры больших полушарий не реагируют на кличку, не узнают хозяина, не проявляют двигательные и слюноотделительные реакции на вид и запах пищи и т.д. Таким образом,

условные рефлексы – это корковые рефлексы, т.е. они являются функцией высших отделов центральной нервной системы.

На протяжении всей жизни индивидуума большинство его безусловных рефлексов относительно постоянно, в то время как число условных рефлексов меняется: как правило, некоторые из них после формирования «угасают», т.е. тормозятся, а другие – используются на протяжении всей жизни, но подвергаются постоянной модификации. Это свойство условных рефлексов отражено в их названии.

Для осуществления безусловного рефлекса в организме имеется готовая (генетически закрепленная) рефлекторная дуга. Для реализации же условного рефлекса необходимо сформировать такую дугу в процессе индивидуального развития (за счет замыкания временной связи в коре больших полушарий между очагами возбуждений, вызванными воздействием индифферентного и безусловного раздражителей).

Таким образом, безусловный рефлекс – это врожденная форма деятельности, имеет фиксированную рефлекторную дугу, может осуществляться с участием разных структур ЦНС, отличается наличием специфического рецептивного поля и специфического раздражителя, а также прочностью и постоянством. Условный рефлекс приобретается после рождения, формируется на основе временной связи между центрами условного и безусловного раздражителей, осуществляется с обязательным участием высшего отдела ЦНС (у человека – коры больших полушарий), не имеет специфического рецептивного поля и специфического раздражителя, а также отличается непрочностью.

Следует подчеркнуть, что в естественных условиях безусловные рефлексы, с которыми рождается живое существо, в результате взаимодействия организма с многочисленными изменчивыми факторами внешней среды как бы «обрастают» разнообразными условными рефлексами (натуральными рефлексами) и фактически перестают существовать в чистом виде. Так, например, безусловный рефлекс – выделение слюны при попадании пищи в полость рта – преобразуется: слюна выделяется на вид пищи, ее запах, на упоминание о пище при разговоре и т.д. Отметим, что натуральные условные рефлексы, в отличие от многих искусственных условных рефлексов, образуются сравнительно легко – даже при одном-двух сочетаниях.

Основные правила выработки условных рефлексов

1. Условный (первоначально-индифферентный) раздражитель должен предшествовать действию безусловного раздражителя. Например, при выработке условного пищевого рефлекса на звук необходимо, чтобы звук включался раньше (как минимум за 500 мс) появления пищи.

2. Биологическое значение условного (первоначально-индифферентного) раздражителя должно быть меньше, чем безусловного. Например, для кормящей матери крик ее ребенка будет более сильным

раздражителем, чем пища. Поэтому выработка пищевого условного рефлекса у матери на крик ребенка – сигнал столь высокой биологической значимости – не будет успешной.

3. Сила как условного (первоначально-индифферентного), так и безусловного раздражителей должна быть определенной величины: слишком слабые и слишком сильные раздражители не позволяют выработать стабильный условный рефлекс. Так, показано, что на условный раздражитель слабой силы условный рефлекс вырабатывается труднее. Наименьшее количество сочетаний требуется для условного раздражителя средней силы. Очень сильный условный раздражитель применять нельзя, так как он вызывает процесс запредельного торможения и условный рефлекс не образуется. В любом случае сила условного (первоначально-индифферентного) раздражителя всегда должна быть меньше силы безусловного раздражителя. Эти соотношения объясняются тем, что временная связь, составляющая основу условного рефлекса, возникает между центрами условного и безусловного раздражителей в коре и образуется лишь в том случае, если от слабо возбужденного центра сигнального раздражителя импульс направляется к сильно возбужденному центру подкрепления. В этом случае проявляется принцип доминанты, в условиях которой сильно возбужденный центр безусловного рефлекса как бы «притягивает» возбуждение из других центров.

4. При выработке условного рефлекса кора головного мозга должна находиться в активном состоянии: условный рефлекс не может быть выработан у глубоко спящего организма, а также в состоянии наркоза или при полном удовлетворении конкретной потребности. Если экспериментальное животное находится в сонливом состоянии, то образование условного рефлекса или очень затягивается, или делается совершенно невозможным.

5. Большое значение для выработки условного рефлекса имеет степень возбудимости центра безусловного раздражителя. Так, если собака сыта, возбудимость центра безусловного пищевого рефлекса понижена, и выработать условный пищевой рефлекс у такого животного очень трудно.

6. При выработке условного рефлекса должен применяться единичный условный раздражитель. При одновременном применении нескольких условных раздражителей условный рефлекс будет выработан на комплекс этих раздражителей. В этом случае на предъявление единичных раздражителей, входящих в данный комплекс, условный рефлекс не будет осуществляться.

7. Для выработки условного рефлекса необходимо также нормальное физиологическое состояние корковых и подкорковых структур, образующих центральное представительство соответствующего условного и безусловного раздражителей, отсутствие сильных посторонних раздражителей и значительных патологических процессов в организме.

8. Необходимо, как правило, многократное повторение сочетаний действия условного и безусловного раздражителей.

9. При соблюдении указанных условий практически любой раздражитель может выработать условный рефлекс.

Завершенность выработки условного рефлекса будет достигнута тогда, когда организм будет систематически реагировать на применение условного раздражителя без его подкрепления безусловным раздражителем.

Общее представление о торможении условных рефлексов

В основе высшей нервной деятельности человека и животных лежит единство безусловно-рефлекторной и условно-рефлекторной деятельности, гармоничное взаимодействие которых обеспечивается сложным взаимодействием процессов возбуждения. Однако для организации адекватных поведенческих реакций животных и нормальной психической деятельности человека недостаточно лишь одной ее активации, необходимо также «сдерживание» нейронных ансамблей, препятствующих осуществлению той или иной оптимальной в данный момент для организма деятельности. Эту функцию выполняют процессы *торможения*.

Таким образом, высшая нервная деятельность определяется сложной мозаикой в головном мозге процессов возбуждения и торможения, являющихся «сторонами» единого нервного процесса. Различают *внешнее (безусловное*) торможение и *внутреннее (условное) торможение* условных рефлексов.

Безусловное торможение – врожденная реакция, возникающая либо при появлении нового, неожиданного раздражителя (*индукционное торможение*), либо при действии очень сильных или длительных раздражителей (*запредельное торможение*). Например, если у ребенка выработан условный рефлекс на время – к 13 ч дня он всегда получал обед, то к этому часу у него начинается слюноотделение. Однако появление перед ним нового интересного раздражителя – симпатичного щенка тормозит не только условно-рефлекторное слюноотделение, но и естественное ощущение голода. В данном случае угнетение или полное торможение условного рефлекса происходит в результате появления ориентировочной реакции. Это один из наиболее часто встречающихся типов безусловного торможения. Большое биологическое значение имеет *запредельное* торможение. Его биологический смысл – предохранение нервных клеток от истощающих воздействий, поэтому его называют также *охранительным*.

Условное торможение – еще более сложный в функциональном отношении процесс. Оно возникает, когда условный раздражитель не подкрепляется безусловным, и для его выработки требуется длительное время.

Разновидностью условного торможения является *угасание условного рефлекса*. Этот тип внутреннего торможения вырабатывается при неподкреплении условного раздражителя безусловным.

Угасание условных рефлексов лежит в основе *забывания*. В связи с тем, что прочность выработки условных рефлексов у детей существенно выше, чем у взрослых, угашение этих рефлексов у них происходит значи-

тельно труднее. С явлением угашения связаны забывание пройденного учебного материала, если он не повторяется на последующих уроках, потеря спортивных двигательных навыков в случае перерыва в спортивных занятиях и т.д.

Второй тип внутреннего (условного) торможения – *дифференцировка*, связанная со способностью мозга различать даже весьма близкие по своим свойствам условные раздражители. Этот тип торможения имеет особое значение для человека, так как лежит в основе обучения и воспитания ребенка. Например, ребенок начинает различать отдельные речевые звуки или буквы именно благодаря высокой способности его мозга дифференцировать эти раздражители. Состояние дифференцированного торможения, проявляющееся в скорости образования дифференцировок, в значительной степени определяет учебные возможности детей и подростков. Третьей разновидностью условного торможения является *условный тормоз*. Этот тип торможения, в сущности, близок к дифференцировочному торможению. Условный тормоз расширяет возможности человека выделять из окружающей среды биологически значимые сигналы и адекватно на них реагировать. Выработка этого типа торможения происходит в том случае, если к условному сигналу присоединяют добавочный индифферентный раздражитель и их действие не сопровождают подкреплением. При этом условный раздражитель без дополнительного индифферентного продолжают подкреплять безусловным.

В результате условную реакцию вызывает только условный раздражитель без индифферентного, а их сочетание тормозит условный рефлекс.

Последний тип условного торможения – это *запаздывание* условных рефлексов (*запаздывательное торможение*). Его функциональное значение связано с предохранением организма от напрасной, преждевременной траты энергии. Например, хищные животные способны затаиться на длительное время, неподвижно выжидая удобного мгновения для нападения на свою жертву. Вырабатывается запаздывание условных рефлексов при отставлении безусловного подкрепления от начала действия условного раздражителя на 1–2 мин и более. В результате время появления ответной (условной) реакции организма при изолированном действии условного раздражителя (латентный период условного рефлекса; он обычно составляет 2–4 с) постепенно увеличивается до 1–2 мин и более. При этом весь период времени изолированного действия условного раздражителя распадается на две фазы: недеятельную, обусловленную развитием тормозного состояния, и деятельную, в течение которой, собственно, и осуществляется внешнее проявление условной реакции. Деятельная фаза по времени всегда существенно короче недеятельной.

В процессе обучения и воспитания детей и подростков педагогу приходится тратить немало времени и сил на тренировку запаздывательного торможения у своих воспитанников. Особенно трудно вырабатывается за-

паздывание у детей младшего школьного возраста. Внешнее (безусловное торможение) наиболее сильно выражено только у детей до 3–4 лет. У 3-летнего малыша можно легко затормозить нежелательное действие (рефлекс), отвлекая его внимание новыми раздражителями. Например, малыш пытается пройтись по луже и слово «Нельзя!» не способно удержать его от подобного действия. Но если вы заинтересуете малыша пролетающей мимо птицей или чем-нибудь другим, он легко забудет о своих прежних нежелательных намерениях. Следовательно, внешнее торможение является важным средством воспитания полезных привычек и навыков у детей первых лет жизни.

Внутреннее торможение приобретает ведущее значение только к 6–7 годам. При этом важным фактором его развития является постоянная тренировка, которую целесообразно начинать уже с 6–7-летнего возраста. Особенно важно научить ребенка сдерживать (тормозить) рефлекторную деятельность, научить ждать. Такая тренировка тормозных процессов ляжет затем в основу воспитания у ребенка норм общественного поведения, научит его считаться не только с собственными желаниями, но и уважать требования окружающих.

Необходимо учитывать, что внутреннее торможение вырабатывается у детей при пониженной возбудимости нервной системы. Поэтому педагогическая работа с ребенком должна проводиться без окриков, в спокойной обстановке. Важно помнить, что положительный эмоциональный фон – непременное условие эффективного воспитания.

Внутреннее торможение (дифференцировочное торможение) имеет также большое значение для обучения ребенка письму, чтению, рисованию, в процессе выработки у детей трудовых навыков и т.д. В связи с этим можно предполагать, что успеваемость и дисциплинированность детей и подростков в школе в какой-то степени определяются особенностями протекания у них тормозных процессов.

Торможение обеспечивает нам тонкую коррекцию нашей деятельности соответственно воздействиям окружающей среды, «стирая» уже ненужные, биологически нецелесообразные условные реакции и способствуя образованию новых. Представляя собой отражение единого нервного процесса, возбуждение и торможение являются необходимым условием проявления важнейшей функции коры головного мозга, лежащей в основе психической деятельности человека, – процессов анализа и синтеза раздражителей.

Тема 11
ТОРМОЖЕНИЕ В ЦНС

Торможение – это местный нервный процесс, приводящий к угнетению или предупреждению возбуждения. Одна из характерных черт тормозного процесса – отсутствие способности к активному распространению возбуждения по нервным структурам.

Впервые идею о том, что в ЦНС помимо возбуждения существует процесс торможения, высказал И.М. Сеченов. Исследуя рефлекторную деятельность лягушки с сохраненными зрительными буграми, И.М. Сеченов определял время сгибательного рефлекса – в ответ на погружение лапы животного в раствор кислоты происходило сгибание конечности в тазобедренном и коленном суставах. При помещении на зрительный бугор (таламус) лягушки кристаллов поваренной соли в опытах И.М. Сеченова возникало торможение – удлинение времени сгибательного рефлекса. Это наблюдение позволило И.М. Сеченову прийти к выводу о наличии в ЦНС процесса торможения. В последующем такой вид торможения получил название *сеченовское*, или *центральное, торможение*.

С точки зрения физиологических механизмов, лежащих в основе торможения безусловных и условных рефлексов в ЦНС, в настоящее время принято различать первичное и вторичное торможение. *Первичное торможение* является результатом активации особых тормозящих структур (тормозящих нейронов), действующих на тормозимую клетку и вызывающих в ней торможение как первичный процесс без предварительного возбуждения. К первичному торможению относятся пресинаптическое и постсинаптическое торможение. Разновидностью постсинаптического являются реципрокное торможение, возвратное (антидромное) и латеральное. *Вторичное торможение* возникает в клетке без действия на нее специфических тормозящих структур, а как следствие ее возбуждения, т.е. вторично. К вторичному торможению относят пессимальное торможение и торможение вслед за возбуждением (схема 3). Среди процессов торможения в коре больших полушарий, в результате которых временно прекращается реализация условных рефлексов, принято выделять внешнее торможение, пессимальное торможение и внутреннее (условное) торможение. Последнее включает: дифференцировочное, угасательное, запаздывающее, условно-тормозное торможение.

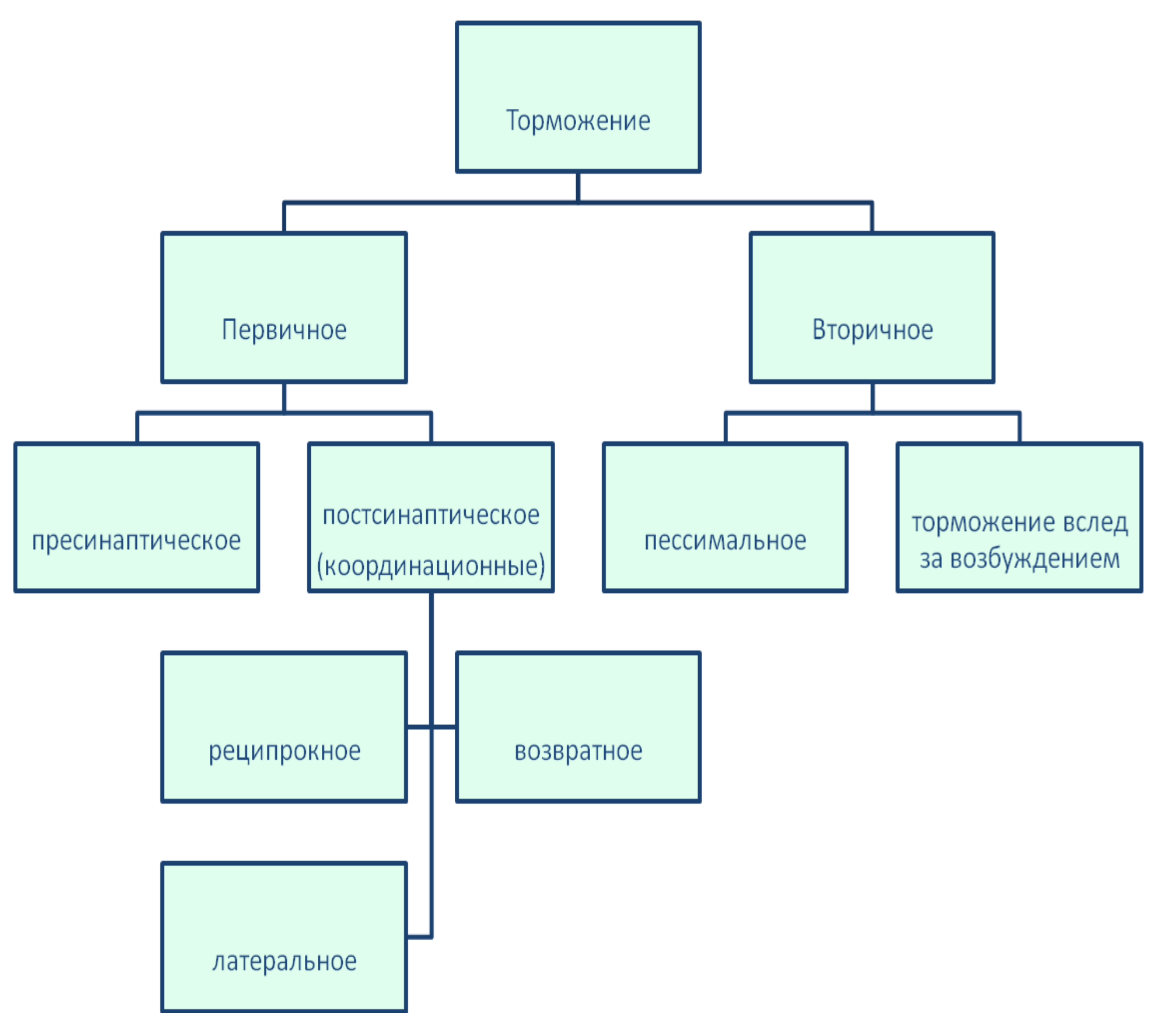


Схема 3. Классификация торможения в ЦНС.

Тормозные нейроны в ЦНС. Любой вид первичного торможения осуществляется с участием специализированных вставочных нейронов, или интернейронов, которые получили название тормозных нейронов. Часть этих нейронов называются по имени автора, описавшего соответствующий тип (например, клетки Реншоу, клетки Уилкинсона, грушевидные клетки Пуркинье в мозжечке, звездчатые клетки коры и другие). Их аксоны образуют контакты непосредственно с тормозимой клеткой, либо аксоны тормозных клеток взаимодействуют с аксоном возбуждающего нейрона. Последний направляется к тормозимому нейрону, образуется аксо-аксональный синапс, который блокирует проведение возбуждения по аксону, и возбуждающий сигнал не доходит до тормозимого нейрона. Тормозные нейроны имеются во всех отделах ЦНС, но особенно их много в спинном мозге, в мозжечке, в базальных ядрах и в коре больших полушарий.

Постсинаптическое, или координационное, торможение развивается в основном в аксо-дендритных синапсах. Основой постсинаптического торможения является гиперполяризация постсинаптической мембраны тормозимого нейрона, представляющая собой тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП). В качестве медиатора постсинаптического торможения могут выступать гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин, норадреналин, дофамин, серотонин, эндогенные бензодиазепины (эндозепины), эндогенные опиоиды (эндорфин, энекефалин и др.), некоторые аминокислоты и пептиды. Все они приводят к повышению проницаемости постсинаптической мембраны тормозимого нейрона к ионам K^+ и $C1^-$, в результате чего возникает ТПСП. Важным условием эффективности тормозного процесса является наличие на тормозимом нейроне соответствующих рецепторов, способных воспринять тормозной медиатор.

Пресинаптическое, или фильтрационное, торможение является частным случаем синаптических тормозных процессов, проявляющихся в подавлении активности тормозимого нейрона в результате уменьшения эффективности действия возбуждающих синапсов еще на пресинаптическом уровне. Оно развивается в пресинаптическом звене путем угнетения процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями.

Реципрокное торможение (от лат. reciprocus – взаимный) было открыто английским физиологом Ч. Шеррингтоном и российским физиологом Н.Е. Введенским. Этот вид торможения основан на том, что одни и те же афферентные пути, через которые осуществляется возбуждение одной группы нервных клеток, обеспечивают через вставочные нейроны торможение других групп нейронов. Реципрокное торможение характерно как для спинного мозга, так и для головного.

Возвратное, или антидромное, торможение наблюдается в отношении альфа-мотонейронов спинного мозга. При возбуждении альфа-мотонейрона нервный импульс направляется к мышечным волокнам, возбуждая их. Одновременно по коллатерали, идущей к тормозному нейрону

(клетка Реншоу), импульс возбуждает эту тормозную клетку, которая в свою очередь вызывает торможение возбужденного ранее альфа-мотонейрона. Таким образом, альфа-мотонейрон, активируясь, через систему тормозного нейрона сам себя (возвратно, или антидромно) затормаживает. Чем выше активность альфа-мотонейрона, тем выраженнее тормозное влияние клеток Реншоу на этот нейрон.

Латеральное торможение рассматривается как вариант возвратного торможения. Оно играет важную роль в организации обработки информации нейронами сетчатки. Суть его сводится к следующему. Под влиянием квантов света активируется фоторецептор. В свою очередь это вызывает изменение активности биполярной клетки, связанной с данным фоторецептором. Одновременно активируется рядом расположенный тормозной нейрон, который блокирует проведение возбуждения от соседнего фоторецептора к ганглиозной клетке. Тем самым происходит «вытормаживание» информации в соседних участках. Таким способом создаются условия для четкого видения предмета.

Общее центральное торможение открыто в 1937 году И.С. Беритовым. Это нервный процесс, который развивается при любой рефлекторной деятельности. Он захватывает почти всю ЦНС, включая центры головного мозга. Такое торможение проявляется раньше, чем возникнет какая-либо двигательная реакция. Общее центральное торможение может проявляться при такой малой силе раздражителя, при которой двигательный эффект еще отсутствует. Такое торможение обеспечивает концентрацию возбуждения в определенных группах вставочных и двигательных нейронов, препятствуя возникновению других рефлекторных или поведенческих актов, которые могли бы возникнуть под влиянием раздражителей. Общее центральное торможение играет важную роль в создании целостной поведенческой деятельности, а также в обеспечении избирательного возбуждения определенных рабочих органов.

Пессимальное торможение развивается в возбуждающих синапсах в результате сильной и длительной деполяризации постсинаптической мембраны приходящими сюда импульсами, что приводит к аккомодационным изменениям и снижению возбудимости в постсинаптической мембране. Этот вид торможения лежит в основе пессимального торможения условно-рефлекторной деятельности в коре больших полушарий.

Торможение вслед за возбуждением возникает всякий раз на фоне следовой гиперполяризации мембраны нейрона после очередного его возбуждения. Для него характерен сравнительно кратковременный период существования, так как он определяется лабильностью нейрона, т.е. скоростью восстановления исходного уровня мембранного потенциала после генерации очередного потенциала действия.

Тема 12
ПЕРВАЯ И ВТОРАЯ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

Две сигнальные системы действительности

Животное воспринимает окружающий мир в результате воздействия на него материальных факторов (раздражителей). На основе этих воздействий у животного формируются безусловные или условные рефлексы. Совокупность этих конкретных сигналов внешнего мира И.П. Павлов предложил называть *первой сигнальной системой* действительности. Систему нейронов мозга, воспринимающих эти сигналы и формирующих ответные реакции на них, он рассматривал в качестве материальной основы первой сигнальной системы. В настоящее время термин «первая сигнальная система» – это и сами сигналы, и структуры, воспринимающие их, и процессы, происходящие в этих структурах при обработке сенсорных сигналов. Таким образом, первая сигнальная система – это совокупность нейронов коры больших полушарий, принимающих участие в обработке всех конкретных сенсорных сигналов внешней и внутренней среды. Сами эти сигналы можно называть сигналами первой сигнальной системы. Анализ сенсорных сигналов в этой системе – это процессы первой сигнальной системы. В первой сигнальной системе все формы поведения, включая способы и средства взаимного общения, базируются на непосредственном восприятии действительности и реакции в ответ на непосредственные (натуральные) раздражители. Первая сигнальная система обеспечивает формы конкретно-чувственного отражения.

Человек воспринимает внешний мир также, как и животные – на основе деятельности первой сигнальной системы. Но, помимо этого, человек воспринимает его и на основе деятельности второй сигнальной системы действительности, специфическим раздражителем которой является слово с заложенным в него смыслом, слово, которое обозначает предметы и явления окружающего мира. Под *второй сигнальной системой* действительности И.П. Павлов понимал совокупность словесных раздражителей, а также нервные процессы, возникающие в больших полушариях головного мозга в результате сигнализации окружающего мира речевыми обозначениями предметов и явлений природы, раздражающими органы чувств. Таким образом, вторая сигнальная система – это совокупность нейронов, участвующих в восприятии слова как сигнала сигналов, т.е. как сигнала второй сигнальной системы.

Значение слова как условного сигнала для животных и человека

Для животного слово представляет собой набор звуковых волн и является раздражителем первой сигнальной системы, на который можно выработать условный рефлекс. Однако слово для животного не несет смысловой нагрузки. Например, если выработать условный слюноотделительный рефлекс у собаки и человека на звонок и должным образом закрепить его,

а затем звучание звонка заменить словом «звонок», то у человека слюноотделение произойдет, а у собаки нет. Для человека звучание звонка (конкретный раздражитель) и слово «звонок» (обозначение конкретного раздражителя или абстракция от реального раздражителя) одинаковы в качестве условных раздражителей. Для собаки слово «звонок» – набор звуковых волн.

У человека слова приобретают смысл в результате возникновения прочной связи в коре больших полушарий между центрами возбуждения, возникающими под воздействием конкретных сигналов окружающего мира, и центрами возбуждения, возникающими на слова, обозначающие конкретные раздражители. Таким образом, слова приобретают смысл на основе механизма установления условно-рефлекторных связей в коре больших полушарий головного мозга. В результате образования таких связей слова могут заменить конкретные раздражители окружающей среды, становясь их символами. То есть, слово, обладающее смыслом, является абстракцией конкретного раздражителя, его символом, заменителем. И на этот заменитель можно вырабатывать бесконечное количество условных рефлексов.

В речи используются слова (для человека) как раздражители второй сигнальной системы, обладающие еще очень важной особенностью, – они имеют обобщающее значение.

Различают обобщения по звучанию и по смыслу. Обобщения по звучанию есть и у животных. Например, у собак вырабатываются условные двигательные рефлексы на словесные раздражители, которые для них служат непосредственными сигналами. Сходные слова по звучанию и даже отдельные звуки вызывают у собаки двигательный условный рефлекс: она ложится не только на слово «ложись», но и на слог «жи» и любое другое слово, в котором акцент делается на звук «ж». Специфическая для человека форма обобщения осуществляется по смысловому значению слова, поэтому испытуемые одинаково реагируют на слова «врач» и «доктор», «дорожка» и «тропинка» и т.д.

Обобщение может быть разной степени:

1) слово заменяет отдельный предмет, например, конкретный стол;

2) слово – символ нескольких однородных предметов (слово «стол» может означать стол письменный, столовый, журнальный и т.д.);

3) слово – символ нескольких разнородных предметов; например, значение слова «мебель» более широкое, оно включает в себя характеристики предшествующих определений, т.е. является абстракцией все возрастающего порядка;

4) в слове может быть и еще более широкое обобщение, включающее ряд предыдущих обобщений, например, слово вещь.

Создание обобщений расширяет границы абстрактного мышления – в количественном отношении словесные раздражители значительно превышают раздражители материальные. В результате этого вторая сигнальная система начинает занимать доминирующее положение над деятельностью первой сигнальной системы у человека. Обе сигнальные системы у человека находятся в органической связи.

Взаимодействие между первой и второй сигнальными системами

Считается, что первая и вторая сигнальные системы функционируют в полном взаимодействии. Его можно проследить на примере выработки условных рефлексов, где в качестве индифферентного сигнала используется конкретный сигнал, либо его словесный заменитель. Так, если у человека выработать условный рефлекс на звучание звонка, то при замене этого сигнала на слово «звонок» рефлекс сразу же, при первом предъявлении слова будет воспроизводится. Это означает, что имеет место иррадиация возбуждения из первой сигнальной системы во вторую и обратно. О взаимодействии двух систем говорит и наличие реципрокных отношений между ними. Например, попытка выработать условный рефлекс на звучание звонка во время решения человеком арифметической задачи будет безуспешной вследствие того, что при активном функционировании второй сигнальной системы реципрокно тормозится деятельность первой сигнальной системы. Но в жизни могут встречаться и такие случаи, когда раздражители двух систем – словесный эквивалент и физический объект внешней среды будут оказывать на организм противоположное воздействие. Например, у человека выработан положительный пищевой рефлекс на звонок. После закрепления рефлекса одновременно с включением звонка произносится словесное отрицание звучания звонка – «Нет звонка». В данной ситуации возникает встречная деятельность двух сигнальных систем или, как говорил И.П. Павлов, возникает «сшибка» нервных процессов. В этом случае решение вопроса о реализации ранее выработанного рефлекса зависит от соотношения между двумя сигнальными системами у данного человека: если преобладает первая сигнальная система (образное мышление), то рефлекс будет проявляться; если вторая – (т.е. для человека более значимо слово, чем воздействие конкретного фактора внешней среды), то он не возникнет.

Речь – это основная форма сознания людей, которая представляет собой исторически сложившийся способ общения людей с помощью звуковых и зрительных знаков, т.е. посредством языка. Речь – это практическое применение человеком языка в целях общения с другими людьми.

Язык – это система словесных знаков, необходимых для человеческого общения и мышления. В настоящее время в мире насчитывается более 5000 языков. Каждый язык имеет свой набор звуков, букв, слов, словосочетаний, свою структуру и свои законы, что в целом диктует систему фонетических, лексических, грамматических и стилистических правил. В каждом языке смысл слов, а также правила языка являются структурой и объемом памяти, т.е. информационным богатством индивида, который он приобретает в процессе общения, прежде всего в семье.

Речь существенно дополняет способность человека к восприятию окружающего мира на базе первой сигнальной системы, составляя ту «чрезвычайную прибавку» к высшей нервной деятельности, о которой

говорил И.П. Павлов, отмечая принципиально важное различие ВНД человека по сравнению с ВНД животных. Люди используют речь, прежде всего, для обмена мыслями, сообщениями, приказами, переживаниями. Следует, однако, заметить, что в общении люди интенсивно используют мимику и жесты. По некоторым данным, в процессе общения информация, передаваемая словом, занимает лишь 7% от общего объема, 38% приходится на долю интонационных компонентов и 55% занимают невербальные коммуникативные сигналы.

Среди когнитивных процессов речь занимает особое место, поскольку, включаясь в разнообразные познавательные акты (мышление, восприятие, ощущение), она способствует «оречевлению» получаемой человеком информации.

Таким образом, в широком понимании, речь выполняет коммуникативную функцию, а также обеспечивает понятийные процессы. Кроме того, благодаря речи человек способен вырабатывать разнообразные условные рефлексы, что также существенно расширяет его адаптивные возможности.

Особенности высшей нервной деятельности человека

Все закономерности условнорефлекторной деятельности, описанные выше, являются общим для животных и человека. Общими являются анализ и синтез сигналов, приходящих от зрительных, слуховых и других рецепторов организма и составляющих первую сигнальную систему. У человека в процессе трудовой деятельности и социального развития появилась вторая сигнальная система, связанная со словесными сигналами, с речью. Эта система сигнализации состоит в восприятии слышимых и видимых слов. В отличие от условных рефлексов животных, отражающих окружающую действительность посредством конкретных зрительных, слуховых, обонятельных и других сигналов о происходящих событиях, речь отражает окружающую действительность посредством обобщающих отвлеченных понятий, выражаемых словами.

Вторая сигнальная система охватывает все функциональные структуры мозга и не имеет ограниченной локализации. Однако, некоторые структуры коры тесно связаны с осуществлением этой функции. В нижней фронтальной извилине находится участок, поражение которого делает невозможным устную речь – двигательный центр речи Брока. В височной извилине располагается область, при повреждении которой человек теряет способность понимать смысл услышанных слов – акустический центр Вернике. Поражение ангулярной извилины приводит к потере способности узнавать написанное – оптический центр речи.

Таблица 3 – Отличия 1-ой сигнальной системы от 2-ой

Воздействия и результаты	1	2
1. Сигналы	Воспринимаемые в данный момент конкретные явления	Выраженные словами обобщающие понятия о явлениях
2. Подкрепления	Удовлетворение биологических потребностей в пище, защите, размножении	Удовлетворение социальных критериев норм поведения, этики, морали
3. Результат	Индивидуальное приспособление к окружающим условиям жизни	Коллективное приспособление путем переделки окружающей среды, накопление знаний и применение их на практике

При развитии второй сигнальной системы слово становится сигналом сигналов. Слово как комплексный раздражитель начинает формироваться со второй половины первого года жизни ребенка. Вначале сигналом служит весь комплекс раздражителей и лишь постепенно их начинают заменять слова. Ребенок подрастает, обобщает все больше первичных сигналов, отвлекаясь от конкретного разнообразия, слово делается абстрактным понятием. Слово уже действует заключённым в нем понятием, а не звуковой оболочкой.

Обе сигнальные системы человека действуют в непрерывной связи. Это проявляется в селективной и диффузной иррадиации. Селективная иррадиация заключается в распространении возбуждения из одной системы в другую. Временные связи, образованные на конкретные сигналы, передаются в систему их речевого обозначения. При диффузной иррадиации условная реакция вызывается не только словом, но и его синонимом.

Развитие сигнальных систем у ребенка

Формирование в коре временных связей первой сигнальной системы начинается у ребенка уже через несколько дней после рождения. В 7–10-дневном возрасте могут быть выработаны первые условные рефлексы. К концу 1-ого месяца возникают условные рефлексы на звуковые, а на 2-ом месяце – на световые сигналы. Скорость образования условных рефлексов быстро возрастает в течение первых месяцев жизни. Так, в возрасте 1 месяца необходимо произвести более десятка сочетаний условного и безусловного раздражений для выработки условного рефлекса, а в 2–4 месяца необходимо всего несколько таких сочетаний. Разные формы торможения условных рефлексов появляются неодинаково быстро. Раньше всего развивается дифференцировка, позже – запаздывающее торможение. Первые признаки развития второй сигнальной системы появляются у ребенка во второй половине 1-ого года жизни. Прежде всего, ребенок понимает слова, а потом начинает сам произносить их, в связи с чем первостепенное значение приобретает общения с ребёнком.

Формирование второй сигнальной системы действительности и развитие совместной деятельности сигнальных систем в онтогенезе

Вторая сигнальная система человека, иначе говоря, его речь, является результатом длительной эволюции живой материи. Язык человека был одним из тех ведущих факторов, которые позволили ему выделиться из животного царства, развить мышление и создать человеческое общество. Для человека слово приобретает ведущее значение среди прочих сигналов действительности, становится, по словам И.П. Павлова, «сигналом сигналов».

В процессе индивидуального развития человека вторая сигнальная система приобретает ведущее значение в жизни ребенка только к 6–7 годам. В первые полгода жизни слова для ребенка вообще не имеют особого значения. Они воспринимаются им как простые звуковые раздражения. Формирование условных рефлексов на слова происходит только во второй половине первого года жизни. Однако на этом этапе слово еще не имеет самостоятельного значения и оказывает действие лишь как компонент сложного комплексного раздражителя. Например, слово «мать» вызывает адекватную реакцию ребенка вместе с другими раздражителями, действующими на первую сигнальную систему: статокинетическими (связанными с положениями тела в пространстве), зрительными, слуховыми (голос матери), кожными (тепло материнских рук) и другими. Причем из всего сложного комплекса раздражителей слово до конца первого года жизни ребенка оказывается самым слабым по своему действию раздражителем. Такое соотношение сохраняется до 7–8 месяцев постнатального развития ребенка, и только к 10–12 месяцам слово заменяет весь комплекс раздражителей. Следовательно, в процессе развития второй сигнальной системы самостоятельное сигнальное значение слово приобретает только у годовалого ребенка. На этом этапе оно выступает как интегратор первого порядка. Слово лишь частично обеспечивает отвлечение от действительности, так как еще тесно связано с конкретным чувственным образом предмета. Например, слово «мяч» для годовалого малыша всегда относится к какой-либо конкретной игрушке.

К концу второго года жизни слово становится для ребенка интегратором второго порядка, т.е. начинает играть обобщающую роль. Слово теперь уже объединяет несколько предметов, с которыми играет ребенок. Иначе говоря, ребенок учится выделять существенные свойства предметов и объединять все предметы, обладающие этими свойствами.

Следующий этап развития второй сигнальной системы связан с дальнейшим усилением сигнального значения слов. С 3–3,5 лет ребенок начинает обобщать под словом «игрушка» различные игрушки: мячи, куклы, кубики и т.д. Наконец, в возрасте около 5 лет ребенок способен уже к высокой степени интеграции, для него становится доступным выделение

существенных групповых свойств предметов и употребление таких широких понятий, как, например, слова «животные», «растения», «вещь» и др.

Усиление сигнального значения слов продолжается и далее в процессе воспитания и обучения ребенка. Не останавливается этот процесс и у взрослого человека, особенно у тех, кто продолжает образование.

Физиологической особенностью этого процесса является формирование в коре головного мозга широкой системы условно-рефлекторных связей между очагами возбуждения, вызванными действием предмета как комплексного раздражителя, и очагами возбуждения, вызванными словами, представляющими собой также сложный комплексный раздражитель. В результате образуется единая функциональная структура, объединяющая непосредственное действие ощущений от предмета и действие словесного раздражителя (звуковые компоненты, зрительные и кинестетические) от мышц речедвигательного аппарата.

Таким образом, у человека в процессе онтогенеза происходит постепенное изменение соотношений между первой и второй сигнальными системами. На первых этапах постнатального развития преобладающее значение имеет первая сигнальная система. Затем в процессе развития ребенка в результате его общения со взрослыми и обучения сигнальное значение начинает приобретать слово. Свое самостоятельное значение слова получают только к концу первого года жизни или к началу второго. К 5–7 годам, т.е. к моменту, когда ребенок овладевает свободной речью, вторая сигнальная система становится ведущей. Однако первая сигнальная система еще сохраняет свое значительное влияние. Это необходимо учитывать в учебно-воспитательной работе с детьми и помнить, что в этом возрасте для закрепления полезных навыков и привычек, говоря физиологическим языком, для выработки полезных стереотипов, не следует злоупотреблять словом. Слова следует всегда сочетать с действием конкретных раздражителей.

Тема 13
ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Физиология высшей нервной деятельности. Типы высшей нервной деятельности

Предметом физиологии высшей нервной деятельности являются закономерности и функциональные механизмы мозга, особенно его высшего отдела – больших полушарий, обеспечивающие наиболее оптимальное взаимодействие организма с окружающей средой.

Термин «темперамент» (от лат. temperamentum) – надлежащее состояние, надлежащая соразмерность. Чаще всего под ним понимается характер

человека, его поступки и отношение к болезни. Многие также трактуют темперамент как внешнее проявление типа нервной системы.

Еще в V веке до нашей эры древнегреческий врач Гиппократ предположил, что люди по своему темпераменту (включая поведение) могут отличаться друг от друга. Это объяснялось Гиппократом различным соотношением в организме 4 основных «соков»: крови, лимфы, или слизи, желчи и черной желчи. Гиппократ полагал, что только оптимальное соотношение этих «соков» определяет здоровье человека. Спустя почти 700 лет, т.е. во II веке нашей эры римский врач Клавдий Гален, исходя из учения Гиппократа, разработал первую классификацию темпераментов. Он выделил 9 видов темпераментов.

Однако в наше время используют только 4 из них – сангвинический, флегматический, холерический и меланхолический типы. Согласно концепции Гиппократа–Галена, преобладание горячей крови делает человека энергичным и решительным (т.е. сангвиником), избыток охлажденной слизи (флегмы) придает человеку черты хладнокровного и медлительного человека (флегматика), преобладание едкой желчи (холе) обуславливает вспыльчивость и раздражительность (холерика), а черная испорченная желчь (меланхоле) определяет поведение вялого, унылого меланхолика.

Новой вехой в развитии представлений о типологических особенностях человека и животных явилась концепция И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности. Эта концепция занимала ведущее место в представлениях И.П. Павлова о высшей нервной деятельности.

И.П. Павлов считал, что как животное, так и конкретный человек обладают своим, индивидуальным способом реагирования на воздействия раздражителей. Эта индивидуальность определяется соотношением ряда функциональных характеристик нервной системы субъекта, т.е. свойствами нервной системы. К числу таких свойств, характеризующих нервную систему, И.П. Павлов относил три параметра – силу нервных процессов, уравновешенность нервных процессов и подвижность нервных процессов (возбуждения и торможения).

Сила нервных процессов связана с уровнем работоспособности нервных клеток. Слабые нервные процессы характеризуются неспособностью нервных клеток выдерживать сильные или длительные нагрузки, следовательно, эти клетки обладают низким уровнем работоспособности. Сильные нервные процессы связаны соответственно с высоким уровнем работоспособности нервных клеток.

Уравновешенность нервных процессов определяется их соотношением. Возможно преобладание одного из нервных процессов (например, возбуждения над торможением) или их уравновешенность.

Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью возникновения возбудительного и тормозного процессов и способностью нервных кле-

ток переходить из состояния возбуждения в тормозное или наоборот. Следовательно, нервные процессы могут быть высокоподвижными или инертными.

Таким образом, И.П. Павлов полагал, что индивидуальные особенности ВНД проявляются в различной скорости образования и упрочения условных рефлексов, в различной скорости выработки внутреннего торможения, в различной трудности переделки сигнального значения условных раздражителей, в различной работоспособности корковых клеток, а также в различных поведенческих реакциях организма, его общем тонусе, работоспособности и продуктивности. При этом для каждого индивидуума характерна своя комбинация основных свойств корковой деятельности, чем и определяется особенность ВНД. Такую определенную совокупность основных свойств корковой деятельности И.П. Павлов назвал *типом ВНД*. При этом И.П. Павлов считал, что сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов являются результатом унаследованных и приобретенных индивидуальных качеств нервной системы. Тип как совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма и среды, проявляется в особенностях функционирования физиологических систем организма и прежде всего самой нервной системы, ее высших «этажей», обеспечивающих высшую нервную деятельность.

Первоначально И.П. Павлов и его сотрудники детально проанализировали типы ВНД и на основании сочетания трех параметров (силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов) выделили 96 типов ВНД, а его ученик В.К. Краусский – 120. Но затем, в результате многочисленных наблюдений, И.П. Павлов выделил только четыре, наиболее резко бросающихся в глаза типа ВНД – три сильных типа и один слабый, в том числе 1) сильный, уравновешенный, подвижный, или лабильный, тип; 2) сильный, подвижный, неуравновешенный (с выраженным преобладанием возбуждения над торможением), или «безудержный» тип; 3) сильный, уравновешенный, инертный тип; 4) слабый тип. При этом И.П. Павлов подчеркивал, что каждый из этих типов отличается друг от друга по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим агентам. И.П. Павлов показал, что эти же четыре типа ВНД соответствуют одному из четырех видов темперамента Гиппократа–Галена (соответственно, сангвиническому, холерическому, флегматическому и меланхолическому).

Кроме того, И.П. Павлов считал, что люди отличаются между собой еще по одному важному параметру – по соотношению между первой и второй сигнальной системами. Поэтому он ввел понятие о специфических человеческих типах ВНД, выделив три основных – художественный, мыслительный, средний, а также еще один, но редкий – гениальный.

Таким образом, начиная с 20-х годов XX века в отечественной и зарубежной литературе благодаря работам И.П. Павлова утвердилось представление о том, что тип высшей нервной деятельности – это совокупность

врожденных (генотип) и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма с окружающей средой и находящих свое отражение во всех функциях организма. Удельное значение врожденного и приобретенного в фенотипе может меняться в зависимости от условий. В необычных, экстремальных условиях на первый план в поведении выступают преимущественно врожденные механизмы ВНД.

Классификация и физиологическая характеристика типов высшей нервной деятельности

Сильный, уравновешенный, подвижный (лабильный), или сангвинический, тип темперамента характеризуется сильными нервными процессами и большой их подвижностью, большой легкостью перехода одного процесса во второй, легкостью выработки условных рефлексов и легкостью их торможения, ярко выраженной отрицательной и положительной индукцией, что ограничивает в коре головного мозга иррадиацию процессов возбуждения и торможения. Наличие одинаково сильных процессов возбуждения и торможения, с хорошей их подвижностью, обеспечивает высокие адаптивные возможности и устойчивость в условиях трудных жизненных ситуаций.

Люди, обладающие сангвиническим темпераментом, – это живые, деятельные, общительные, любознательные, легко и быстро переключающиеся с одного вида деятельности на другой, мало подверженные срывам ВНД личности. Для таких людей характерны высокие адаптивные возможности и устойчивость в трудных жизненных ситуациях. Сангвиники разносторонни в своей деятельности и интересах. Они настойчивы в преодолении трудностей (это проявление силы нервных процессов), легко приспосабливаются ко всяким изменениям в жизненном укладе, относительно быстро перестраивают собственные привычки (это отражает высокую подвижность их нервных процессов), проявляют большое самообладание в критических ситуациях, сдержанность и хладнокровие (это отражает их высокую уравновешенность). Сангвиники обладают исключительно высокой работоспособностью и кипучей энергией.

Дети этого типа отличаются подвижностью, живостью, любознательностью и в то же время дисциплинированностью.

Сангвинический тип – это поистине «золотой» тип темперамента человека.

Сильный, неуравновешенный, подвижный («безудержный»), или холерический, тип темперамента. Для него характерно выраженное преобладание процесса возбуждения над торможением (наличие сильного возбудительного процесса при относительной слабости тормозного процесса). Это проявляется высокой скоростью выработки положительных условных рефлексов и трудностью выработки всех видов внутреннего торможения (особенно торможения запаздывания). Кроме того, для него типична широкая иррадиация процесса возбуждения в коре головного мозга, не сдерживаемая

тормозными процессами. В силу относительной слабости процессов внутреннего торможения этот тип может давать срывы ВНД в ситуациях, требующих сильного и длительного напряжения тормозных процессов. Представители данного типа ВНД способны тренировать и в значительной степени улучшать недостаточное торможение.

Люди холерического темперамента – это очень энергичные, увлекающиеся, смелые в суждениях, склонные к решительным действиям, не знающие меры в работе, которой они могут быть увлечены до самозабвения. В то же время они часто опрометчивы в своих поступках, не сдержанны и легко возбудимы (их неуравновешенность проявляется в высокой вспыльчивости, любой пустяк может вызвать взрыв гнева), не склонны к компромиссам, идут к достижению своей цели, не обращая внимания на окружающую социальную среду.

Для детей, обладающих холерическим темпераментом, характерны высокие познавательные способности, любознательность. Однако часто их более или менее ровное поведение нарушается кратковременными вспышками необоснованного возбуждения, выражающимися в различных аффективных реакциях и агрессивных действиях.

Сильный, уравновешенный, инертный, или флегматический, тип темперамента. Для этого типа характерны способность к выработке очень стойких условных рефлексов и не менее прочных дифференцировок, но в то же время незначительная подвижность нервных процессов, т.е. инертность (процесса торможения), трудность переделки ранее выработанных рефлексов. Нервный процесс (возбуждение или торможение), возникающий в корковых клетках под действием раздражителя, длительно сохраняется, не обнаруживая тенденции к иррадиации. Поэтому при чередовании положительных и отрицательных раздражителей медленно и трудно осуществляется смена одного нервного процесса другим.

Человек флегматического темперамента – это неторопливый (и даже медлительный) в действиях, спокойный (для него характерна исключительная уравновешенность, ровность поведения, умение сдерживаться), малообщительный, отличающийся энергичностью, упорством и настойчивостью в достижении цели, высокой работоспособностью (это отражает силу нервных процессов), устойчивостью к стрессовым воздействиям. Однако для них всегда является большой проблемой переделка стереотипов, а потому характерно постоянство привязанностей, постоянство привычек, иногда доходящее до педантизма, негативное отношение к смене привычек.

Дети-флегматики отличаются спокойным, хорошим поведением, трудолюбием, медлительностью движений. Для них характерна медленная, спокойная речь. Спокойные в обычных условиях, дети этого типа обнаруживают значительную активность в трудных условиях.

Слабый, или меланхолический, тип темперамента. Этот тип ВНД характеризуется высокой чувствительностью, но низкой работоспособностью

(низкой выносливостью) корковых нейронов, слабостью обоих нервных процессов (возбуждения и торможения), нестойкостью условных рефлексов, легким развитием запредельного торможения даже при использовании небольших по силе раздражителей. Слабость нервных процессов у представителей данного типа может существовать в различных градациях. В то же время представители этого типа (так же, как и сильного) обладают различными степенями уравновешенности и подвижности нервных процессов, но слабость процесса возбуждения сглаживает значение этих различий. Слабость возбудительного и тормозного нервных процессов обуславливает чрезвычайную уязвимость этого типа в стрессовых ситуациях, т.е. низкую адаптируемость к условиям окружающей среды. Это повышает вероятность развития невротических расстройств и снижает уровень здоровья. С другой стороны, именно повышенная чувствительность нервной системы меланхолика обеспечивает ему своеобразную приспособляемость к неблагоприятным условиям внешней среды. Меланхолики встречаются сравнительно редко.

У человека меланхолический темперамент проявляется в том, что называют «слабостью характера», т.е. в легком подчинении чужой воле, неспособности настоять на своем. Таким образом, меланхолики – это люди слабовольные, боящиеся трудностей, всегда находящиеся во власти опасений, тревожного чувства, тоскливого настроения (чаще всего чувства меланхолика окрашены в мрачные тона), робкие и замкнутые. Они обладают повышенной впечатлительностью, склонностью к преувеличению жизненных трудностей. В чрезвычайных обстоятельствах меланхолики впадают в панику. Такие люди избегают общества, боятся всякой ответственности.

Дети этого типа внешне тихие, боязливые, робкие.

К частным типам ВНД относят следующие:

- *художественный тип* характеризуется превалированием первой сигнальной системы над второй, т.е. у представителей художественного типа ярко выражена деятельность первой сигнальной системы (это не означает, что у них слабо развита вторая сигнальная система – она у них такая же, как у людей среднего типа). Для художественного типа характерно образно-эмоциональное мышление: познавательные процессы и творческая деятельность преимущественно ориентированы на яркие художественные образы. От людей среднего типа они отличаются необычайной остротой, яркостью и полнотой непосредственного восприятия действительности, в том числе яркостью зрительного и слухового восприятия картины мира. Поэтому у них необычайная способность воспроизведения действительности в художественных образах. Именно этим отличаются от людей среднего типа художники всех категорий – живописцы, писатели, музыканты, артисты. Не случайно, что именно среди людей художественного типа много выдающихся деятелей культуры. По мнению И.П. Павлова, яркий пример художественного типа – Л.Н. Толстой;

- *мыслительный тип* характеризуется резким превалированием деятельности второй сигнальной системы над деятельностью первой сигнальной системы, которая у них развита не хуже, чем у людей среднего типа. Здесь доминирует словесно-логическое (отвлеченно-словесное) мышление над образным. Люди данного типа оперируют абстрактными понятиями, а ведущими для них являются стимулы второй сигнальной системы. Эти люди способны к глубокому познанию действительности, что дает им возможность теоретического предвидения, прогнозирования дальнейшего развития изучаемых явлений. Их отличает способность к логическому построению, отвлеченному мышлению. Мыслительный тип очень часто встречается среди выдающихся представителей точных, абстрактных наук, т.е. среди математиков и физиков;
- *средний тип* характеризуется относительной сбалансированностью деятельности первой и второй сигнальных систем действительности. Преобладающее число людей относится к среднему типу. Этот тип характеризуется гармоничным сочетанием образно-эмоционального и отвлеченно-словесного мышления. И.П. Павлов говорил про этих людей, что у них работа обеих систем соединена в должной мере;
- *четвертый типологический вариант (гениальный тип)* – те редкие представители человеческого общества, которые имеют особое развитие одновременно первой и второй сигнальных систем. К ним И.П. Павлов относил гениальных личностей типа Леонардо да Винчи, способных одновременно и к художественному, и к научному творчеству.

Тема 14
ФИЗИОЛОГИЯ СНА И СНОВИДЕНИЙ

Одно из интереснейших явлений высшей нервной деятельности человека – ритмическая смена двух состояний: *бодрствования и сна*. И если состояние бодрствования считалось обычным естественным состоянием человека, то состояние сна издавна привлекало к себе особое внимание своей таинственностью. В среднем взрослый человек спит не менее 7–8 ч в сутки, т. е. 1/3 суток, и если мы живем 75 лет, то 25 лет мы проводим во сне.

В экспериментах на животных было показано, что собаки, лишенные сна в течение 10–12 суток, погибают. Для человека даже одна бессонная ночь приводит к ухудшению общего самочувствия, ухудшается настроение, снижается умственная и физическая работоспособность. В 1960 г., по свидетельству одного из американских журналов, молодой американец побил своеобразный «рекорд» в бодрствовании. Он не спал 264 часа! Однако после 11 бессонных суток «рекордсмен» потерял сознание и уснул, проспав около 16 ч. Медико-биологическое обследование этого человека

в процессе его многодневного бодрствования показало, что после первых же бессонных ночей резко снизилась его работоспособность. Через 3–5 бессонных суток испытуемый перестал адекватно реагировать на окружающие воздействия. К концу своего рекордного бодрствования он практически полностью потерял адекватную связь с окружающим миром, его поступки стали носить бессознательный характер, он находился в мире галлюцинаций. Итак, сон является необходимостью. Здоровый нормальный сон – залог дневной активности человека, высокого уровня его работоспособности, нормального функционирования его органов и физиологических систем.

Научное исследование физиологических механизмов сна началось с середины XIX века. К настоящему времени создано много различных теорий, которые можно свести в две основные группы. К первой группе относятся *гуморальные теории сна*, связывающие возникновение сна с накоплением в крови организма определенных химических веществ – *гипнотоксинов*. Однако работами П.К. Анохина и сотрудников было доказано, что гуморальные факторы играют второстепенную роль. В наблюдениях за сросшимися сиамскими близнецами, обладавшими только общим кровообращением, было обнаружено, что сон у них наступает неодновременно. Один близнец может спать, а другой – бодрствовать. Если бы главной причиной возникновения сна было накопление в крови гипногенных веществ, т.е. веществ, вызывающих сон, то оба сиамских близнеца спали бы одновременно.

Большей популярностью к настоящему времени пользуются теории, объясняющие возникновение сна изменениями в деятельности нервной системы.

Среди этих *неврогенных теорий* особое значение имела *кортикальная теория* И.П. Павлова. Изучение процессов торможения в КГМ позволило ему высказать предположение, что сон также является разновидностью тормозного процесса, распространившегося «сплошь на всю массу полушарий и на лежащие ниже отделы головного мозга». Согласно взглядам И.П. Павлова, сон представляет собой «охранительное торможение» и защищает корковые клетки от чрезмерного утомления. Этот тип сна был назван Павловым *активным*, так как его возникновение связано с действием тормозных условных раздражителей.

В отличие от активного возможно возникновение сна и при резком ограничении потока афферентных нервных импульсов в КГМ. Такой тип сна был назван Павловым *пассивным*. Например, помещение человека в темную звукоизолированную комнату при ограничении других раздражителей приводит к возникновению сонного состояния. Открытие активирующих и тормозных функций ретикулярной формации и других подкорковых отделов головного мозга, а также широкое применение электрофизиологических методов при изучении механизмов сна привели к значительным изменениям основных положений павловской теории сна.

Современные данные
о физиологических механизмах сна и сновидений

Электрофизиологические исследования позволили обнаружить в подкорковых отделах головного мозга ряд нервных структур, принимающих участие в регуляции состояния бодрствования и сна. Особенно важную роль играют структуры *таламуса, гипоталамуса и ретикулярной формации*. В таламусе и гипоталамусе были обнаружены специальные центры сна, раздражение которых с помощью вживленных электродов вызывало у подопытных животных сон. В ретикулярной формации, напротив, были обнаружены нервные структуры, раздражение которых приводит к активации всей мозговой деятельности и поддерживает бодрое состояние подопытных животных.

Интересные данные были получены электрофизиологами при изучении функционального состояния нейронов у спящего животного. Оказалось, что количество активно функционирующих нейронов в «спящем» мозге много больше, чем у бодрствующего животного. Эти данные показали, что сон – это всегда активный процесс, связанный с деятельностью многих отделов головного мозга.

В последние годы было также показано, что решающую роль в регуляции состояния бодрствования и сна играет сама кора головного мозга (КГМ), которая через лимбико-ретикулярные отделы способна регулировать свой собственный уровень функциональной активности.

На основании указанных выше фактов П.К. Анохин предложил гипотезу *корково-подкорковых механизмов сна*. В этой гипотезе им были объединены павловская корковая теория сна с данными современной электрофизиологии и нейрофизиологии.

Интересная информация была получена при изучении электроэнцефалограммы (ЭЭГ) у спящего человека (рис. 14). Оказалось, что по мере углубления сонного состояния на ЭЭГ появляются медленные волны частотой 4–5 колебаний/с и менее. Чем глубже был сон, тем меньше была частота биоэлектрических колебаний. Примерно через каждые 90 мин после засыпания типичная для глубокого сна кривая ЭЭГ неожиданно меняется. В ней появляются более быстрые ритмы, характерные для бодрствующего мозга. Казалось, что человек в эти минуты готов к пробуждению и его сон неглубокий, поверхностный. Однако попытки разбудить спящего человека в эти минуты были безуспешными. В связи с таким парадоксом эту фазу сна назвали *парадоксальным,* или *быстрым, сном*. Фазы сна с медленной волновой активностью в ЭЭГ назвали *медленным,* или *ортодоксальным (классическим), сном*. Следовательно, ночной сон состоит из двух чередующихся фаз быстрого и медленного сна. Причем у взрослых стадии быстрого сна составляют примерно 25% от общего времени сна, а у детей – значительно больше.

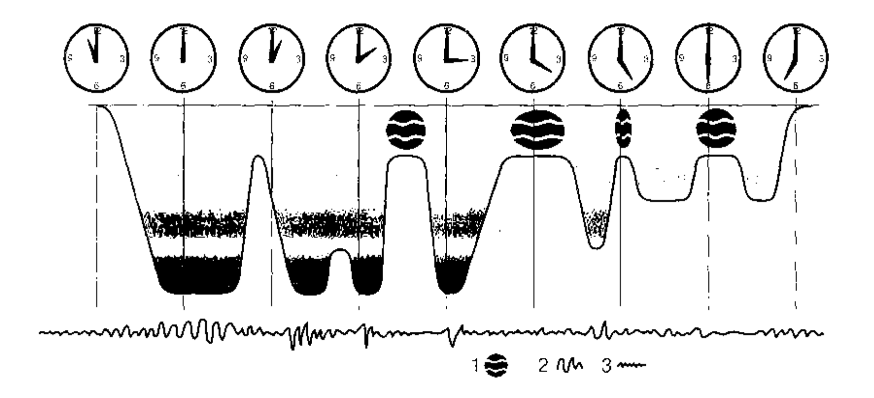


Рис. 14. Фазы сна человека в течение одной ночи. Показана различная глубина сна. Подобно различным морским глубинам, различна и степень глубины сна: 1 – фазы парадоксального сна (почти всегда сопровождаются сновидениями); 2 – «сонные веретена» электроэнцефалограммы; 3 – электроэнцефалограмма биотоков мозга, типичная для глубокого сна без сновидений.

Люди, разбуженные в фазу быстрого сна, всегда могли рассказать о своих сновидениях, в то время как разбуженные в фазу медленного сна ничего не могли вспомнить. Таким образом, был найден объективный физиологический подход к изучению механизмов сновидений. Оказалось, что каждый человек видит сновидения каждую ночь. Более того, мы их видим в течение ночи несколько раз. Первое сновидение приходит к нам в момент засыпания и затем через каждые 90 мин мы видим новый сон. Следовательно, за ночь человек видит 5–6 сновидений.

Стадии быстрого сна, сопровождающиеся сновидениями, можно обнаружить у спящего человека и без помощи сложной аппаратуры. Характернейшим их проявлением является движение глазных яблок, изменение ритма дыхания и небольшие движения туловища. Спокойное пробуждение всегда происходит к утру, когда увеличивается стадия быстрого сна, поэтому, просыпаясь в фазу быстрого сна, мы «видим» последнее сновидение, которое и запоминается. Иногда люди говорят: «Я сегодня спал без снов, как убитый». Это неверно, так как человек может проснуться неожиданно в фазу медленного сна, когда нет и последних сновидений. Например, нас может разбудить звонок будильника или плач ребенка.

Сновидения являются обязательным компонентом нормального сна, более того, искусственное лишение человека сновидений, например, с помощью фармакологических препаратов, приводит к значительным нарушениям его психической деятельности.

Большая часть наших сновидений связана с нашим прошлым или с событиями минувшего дня и носит в основном зрительный характер. Важное влияние на сновидения могут оказывать внешние и внутренние раздражители, которые бессознательно регистрируются мозгом и включаются в сюжет сновидений. Известно много случаев, когда поэты, писатели, художники, музыканты и ученые «дорабатывали» свои произведения и открытия во сне, например А.С. Пушкин, Л.Н. Толстой, Д.И. Менделеев и др.

Тема 15
МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ

Временная нервная связь, лежащая в основе образования условного рефлекса – это лишь частный случай хранения информации или памяти. Память является основой индивидуальной адаптации, сущность которой заключается в том, что организм способен после получения информации из внешнего мира отвечать адекватной реакцией. При изменяющихся условиях внешней среды человек отвечает, основываясь на том объёме материала, который хранится у него в памяти, сравнивая его с ранее приобретенным опытом.

Биологическая память – это способность живых существ воспринимать воздействия извне, закреплять, а в последующем воспроизводить, вызывая этим изменения функционального состояния организма. Память заключается в таких изменениях нервной системы, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания рефлекторных реакций. Биологическая память делится на генетическую, носителем которой является нуклеиновая кислота, иммунологическую, носителем которой являются антитела, и нейрологическую. Последняя подразделяется на сенсорную, краткосрочную, промежуточную и долгосрочную. *Сенсорная память* заключается в том, что после прекращения воздействия в клетках нервной системы сохраняются следы в течение 500 мс, а стирание следа происходит за 150 мс. Это зрительный образ при мигании, при чтении, при восприятии речи. На этом виде памяти основано слитное восприятие изображений в кино и на телевидении. Предполагают, что сенсорная память не зависит от воли человека и не может быть подвергнута сознательному контролю. Длительность хранения информации в сенсорной памяти спорна, так как существует группа людей-эйдетиков, у которых период сохранения зрительного образа достигает десятков минут.

Следующий за сенсорной памятью период, связанный с хранением информации, именуется *краткосрочной памятью*. Объем её установлен с помощью тестов Эббингауза – 7±2. Это означает, что при однократном чтении бессмысленных слов испытуемый повторяет их в этом объеме. Кратковременную память еще называют первичной, так как она заключается в мысленном повторении материала с целью запоминания и его использования. Этот вид памяти длится несколько секунд, материал стирается при его замене на новый. *Промежуточная память* – переходный период от кратко- к долгосрочной памяти. Она длится минуты и часы, и в ее основе лежит уже изменение структурных и ферментных белков клетки. *Долгосрочную память* делят на вторичную и третичную. Вторичная представляет собой взаимоотношения между отдельными элементами и явлениями, которые могут храниться от нескольких минут до нескольких лет.

Забывается информация при длительном неиспользовании. В третичную входят навыки, постоянно сопровождающие жизнь человека (способность к чтению и письму, профессиональные навыки), которые практически не забываются.

Кроме того, в 1975 г. И.С. Бериташвили разделил долгосрочную память на образную, эмоциональную, условно-рефлекторную и семантическую. *Образная память* сохраняет однажды воспринятый жизненно важный объект. *Эмоциональная память* воспроизводит ранее пережитое эмоциональное состояние при повторном воздействии раздражителей. Она обладает следующими особенностями: надмодальна (воспроизводится при любых воздействиях); формируется очень быстро, обычно с первого раза в отличие от условно-рефлекторной; характеризуется непроизвольностью запоминания и воспроизведения информации (обеспечивает пополнение подсознательной сферы человеческой психики). *Условно-рефлекторная память* проявляется в воспроизведении двигательных и секреторных реакций спустя длительное время после образования. *Словесно-логическая*, или *семантическая память* образуется на словесные раздражители, обозначающие как внешние сигналы, так и внутренние переживания и свои собственные действия. В основе любого вида долговременной памяти лежат сортировка и выделение новой информации, а также долговременное хранение значимой для организма информации.

В основе кратко- и долговременной памяти лежат различные механизмы. Для кратковременной – это циркуляция импульсных потоков по замкнутым кругам нейронный цепей. В основе долговременной памяти лежат сложные процессы, связанные с активностью синтеза белковых молекул в клетках коры головного мозга. След памяти закрепляется на молекулах РНК и ДНК.

Существуют рациональные способы заучивания:

• отчетливо понимать заучиваемый материал, сознавать связь между отдельными его частями и логические переходы между ними;

• сопоставлять с ранее изучаемым материалом;

• постоянно подчеркивать различия между сходным материалом;

• составлять логический план;

• обеспечивать системность знания, что способствует прочности и надёжности запоминания.

Рекомендации для дословного запоминания:

• заученный материал лучше повторять не сразу 10–15 раз, а распределить повторение во времени: повторить 2–3 раза, а потом после длительного перерыва еще 2–3 раза. Это меньше утомляет и способствует прочности запоминания;

• хорошо повторять материал перед сном, отдых коры головного мозга содействует лучшему усвоению знаний;

- небольшие стихотворения лучше заучивать целиком, а большие стихотворения разбивать на отрывки по 20–25 строк;
- лучше запоминается начальный и конечный материал, а середина обычно «проваливается»;
- при длительном заучивании необходимо менять месторасположение, так как новый материал ассоциируется с новым месторасположением;
- необходимо применять к памяти определенные требования, постоянно повышая их, иначе это может привести к «умственному застою»;
- большое значение имеет правильное чередование порядка приготовления уроков: похожие предметы друг за другом не учатся, ведь сходство материала только мешает запоминанию;
- целесообразно выучивать материал в тот день, когда его объяснили, а затем повторить его накануне урока. Повторение имеет большое значение.

Существуют и определенные закономерности припоминания:

- ребенок должен сам вспомнить, родители и учителя немедленно подсказывающие портят память ребенка;
- необходимо представить себе обстоятельства, при которых данный материал запоминался, вспомнить мысли или обстановку;
- для проверки правильности припоминания необходимо сопоставить материал с тем, который вы знаете досконально.

У детей память имеет свои особенности. Они обычно связывают по случайному признаку отдаленные предметы или события. У В. Вересаева в рассказах о детях описывается девочка, которая говорила, что воры ели листья и сливы с косточками. Ей объясняли, что воры – это самые плохие люди, а кроме того, запрещали есть листья и сливы с косточками, поэтому по случайному признаку произошло объединение этих понятий, что и привело к ошибке памяти. Часто дети еще и фантазируют. С другой стороны, детская память обладает фотографичностью. Взрослый, пропустив в сказке деталь или какую-либо подробность, тут же будет поправлен ребенком. Память у детей характеризуется непроизвольностью и задача взрослого сделать её произвольной. Кроме того, необходимо, чтобы память приобрела готовность к запоминанию, то есть ученик должен заранее знать, когда и как пригодится заученный материал.

Известны люди с феноменальной памятью, воспроизводящие до 70 и более бессмысленных слов или чисел. Но такая память имеет свои недостатки, так как забывание происходило с большим трудом. Эта проблема может быть острой и мучительной, даже болезненной. При чтении книг каждая деталь в тексте вызывает обилие образов и уводит в сторону, поэтому такие люди обычно не бывают начитанными. Нормальная память является более гибкой и оперативной, чрезмерное ее развитие отрицательно сказывается на мышлении. Необычные явления памяти сопровождаются болезненным состоянием, которое получило название гипермнезии.

Оно заключается в припоминании того, что было неосознанно воспринято и в здоровом состоянии никогда не вспоминалось. Установлено, что память улучшается под действием гипноза. Гипнопедия – это обучение во сне, но с другой стороны нарушение естественного сна является вредным для процессов жизнедеятельности.

Процессы запоминания и хранения одной и той же информации о событиях, фактах, явлениях могут быть организованы на основании различных принципов и механизмов. Один и тот же факт может храниться в сенсорном, вербальном, декларативном, процедурном видах, может вспоминаться произвольно или непроизвольно с использованием разных временных, логических, эмоциональных ассоциаций (схема 4).

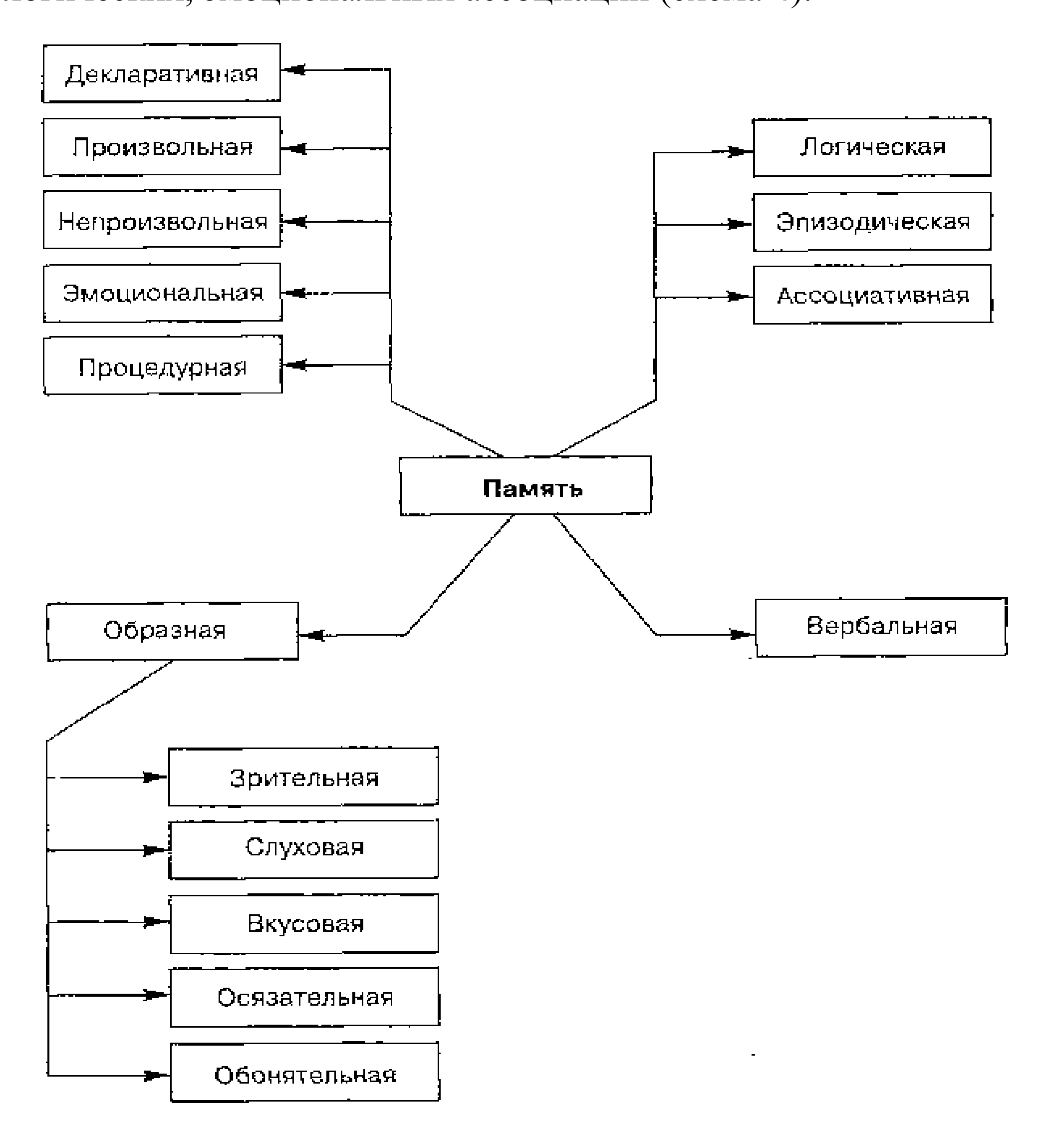


Схема 4. Способы организации памяти.

Непроизвольная память проявляется в тех случаях, когда не ставится специальная цель запоминания информации.

Произвольная память связана с сознательным целевым запоминанием информации.

Эмоциональная память направлена на запоминание эмоциональных компонентов поведенческого акта и субъективных переживаний человека.

Процедурная (имплицитная) память представлена моторными навыками, перцептуальными стратегиями, классическими и инструментальными рефлексами. Она формируется часто непроизвольно, требует неоднократного повторения и хранит информацию о причинно-следственных отношениях между событиями.

Декларативная (эксплицитная) память основана на оперировании с понятиями. Это память на лица, места событий, предметы. Декларативная память всегда произвольна, так как предполагает знание об объекте запоминания. Процесс запоминания проходит быстро, а информация может храниться в течение многих лет без напоминания.

Образная память подразумевает хранение информации в виде образов предметов, явлений или событий, которые сохраняют свою топологию (соотношение пространственно-временных характеристик). В зависимости от характера образа различают зрительную, слуховую, осязательную, вкусовую, обонятельную образную память.

Вербальная память представляет собой систему запоминания, основанную на смысловых характеристиках понятий. Организация и структурирование вербальной памяти основаны на кодовом (абстрактном) описании понятий и слов, обозначающих эти понятия.

Логическая память основана на причинно-следственном характере запоминания информации, использовании логических ассоциаций при воспроизведении информации из памяти.

Ассоциативная память связана с запоминанием информации на основании цепи ассоциаций, когда одно событие вызывает в памяти другие, связанные с ним на основании самых разных аналогий, сравнений, элементов сходства или отличий.

Эпизодическая память – это память на датированные во времени эпизоды и события из индивидуальной жизни человека. Она строится на основе временных ассоциаций, последовательности событий во времени, хотя учитывает также и комплекс пространственно-временных координат.

Физиологические аспекты изучения проблемы памяти

Память, под которой понимается совокупность процессов фиксации, хранения и последующего воспроизведения информации, получаемой организмом в течение всей его жизни, лежит в основе сознательной деятельности человека. Она является необходимым элементом процессов мышления и тесно связана с фиксацией условно-рефлекторных связей в мозге.

Память может быть разделена на три основных слагающих элемента: *процесс запечатления*, или фиксации информации, *процесс ее хранения* и *процесс ее воспроизведения*. Например, в психиатрической клинике часто можно наблюдать процессы изолированного нарушения каждого из этих элементов.

Одно из нарушений процессов фиксации информации было описано русским невропатологом С.С. Корсаковым. Оно проявляется при алкоголизме и характеризуется тем, что больные не в состоянии запомнить события, протекающие во время болезни, но хорошо помнят события прошлых лет.

Наименее уязвимыми являются *процессы хранения информации*. Свидетельством тому служит тот факт, что подавляющее большинство людей обладают чрезвычайно громадным объемом памяти, приближающейся к информационной емкости крупнейших в мире библиотек. Если же учесть, что в нашей памяти хранится не только информация, полученная с помощью органов чувств, но и бесчисленное множество программ поведения, программ управления органами и физиологическими системами, то границы памяти практически трудно определить. Одним из ярких доказательств сказанного выше является тот факт, что в состоянии гипноза любой человек способен воспроизвести самые мельчайшие детали его минувшей жизни. Следовательно, индивидуальные особенности памяти в основном связаны с процессами фиксации информации и ее воспроизведением, в то время как процессы хранения информации почти у каждого человека протекают длительно и надежно. Особенно чувствительными бывают *процессы воспроизведения информации*, именно они значительно изменяются с возрастом и нарушаются при повреждениях мозга.

Краткосрочная и долгосрочная память. Понятия о долгосрочной (долговременной) и краткосрочной (кратковременной) памяти пришли в физиологию из вычислительной техники. Так же, как и человек, ЭВМ нуждается в запоминающем устройстве, откуда информация извлекается по мере надобности. Информация, которой машина оперирует в данный момент времени, была названа *кратковременной памятью* (непосредственная и оперативная); информация, длительно хранящаяся в запоминающем устройстве ЭВМ, – длительной, или *долговременной памятью*. В работе мозга человека тоже можно выделить эти виды памяти, что подтверждено многочисленными экспериментами и клинической практикой. Оба вида памяти в процессе мыслительной деятельности человека тесно связаны. Показано, что запоминание какой-либо информации начинается с ее поступления в нервные структуры, обеспечивающие краткосрочную память, а затем она переходит в нервные структуры, обеспечивающие долгосрочную память.

В опытах на животных продемонстрировано, что сильное электрическое раздражение мозга животных через 30–50 мин после выработки у них условного рефлекса полностью нарушало возникшую временную связь. Аналогичное раздражение мозга через 60 мин после выработки рефлексов практически не влияло на их проявление. Таким образом, было установлено, что для перехода информации на длительное хранение необходимо 30–50 мин. Этот легко ранимый процесс был назван *консолидацией или процессом закрепления информации*.

Снижение содержания кислорода, действие высоких температур, наркотических веществ, механических травм, посторонних шумов и т.д. в период консолидации нарушает процесс закрепления информации. Например, человек, попавший в автомобильную катастрофу, не помнит событий, происшедших за 30–50 мин до травмы, в то время как отлично помнит все предшествующее ей.

Физиологические и биохимические основы памяти. Изучение физиологических механизмов памяти тесно связано с развитием условно-рефлекторной теории, так как в конечном итоге формирование временных связей и есть процесс «запоминания» соотношений между безусловными и условными раздражителями.

В настоящее время все существующие гипотезы о биологических механизмах памяти можно разделить на две группы. Сторонники одной теории считают, что в основе памяти лежит функциональная деятельность нейронных цепей – *нейронная теория памяти*. Сторонники второй полагают, что в основе памяти лежат происходящие в нейронах молекулярные превращения белковых и нуклеиновых молекул – *биохимическая теория памяти*.

В основу *нейронной теории* положена гипотеза, высказанная еще в 1933–1934 гг., согласно которой считалось, что процессы запоминания и хранения информации связаны с циркуляцией нервных импульсов по нейронным цепям. Кодирование информации в таких нейронных цепях могло бы осуществляться изменением частоты нервных импульсов, их амплитуды и пространственного расположения.

Современные исследования показали, что подобный «реверберационный» механизм памяти может лежать лишь в основе краткосрочной памяти (П.К. Анохин). Для такого заключения имеются следующие основания:

1. Воздействия, прерывающие такую циркуляцию нервных импульсов, не действуют на долговременную память (например, наркоз или потеря сознания в результате травмы).

2. Математические расчеты показывают, что возможное число «ревербераторных» нейронных групп мозга недостаточно для хранения всей информации, содержащейся в мозге.

Долговременную память могли бы обеспечивать изменения, происходящие в синаптических контактах между нейронами и облегчающие проведение нервных импульсов по только определенным нервным путям. Важное значение в длительном хранении информации имеет также рост синаптических связей и самих синапсов. В настоящее время существуют данные, свидетельствующие о том, что в синаптических контактах корковых нейронов при изменении их функционального состояния возникают синаптические выросты – шипики. Число и форма нейронных шипиков значительно изменяется в процессе обучения, т.е. связаны с накоплением информации. Есть все основания полагать, что высокое интеллектуальное развитие чело-

века, непременным условием которого является наличие хорошей памяти, всегда характеризуется богатством синаптических связей его мозга.

Биохимические теории памяти. Изменения в нейронных цепях мозга имеют значение в кратковременной и долговременной фиксации информации. В настоящее время в биологических механизмах памяти немалое место отводят молекулярным изменениям белков и нуклеиновых кислот в нейронах. Показано, что нервные импульсы изменяют метаболизм нейронов, вызывая структурные изменения нуклеиновых кислот, и прежде всего РНК.

Однако молекулы РНК существуют лишь десятки минут, поэтому в последние годы все больше исследователей считают местом длительного хранения информации молекулы ДНК, являющейся наиболее долговечным и стабильным компонентом любой клетки. Доказательством такой возможности является существование *видовой памяти* – информации о строении организма и программах его развития, связанной именно с молекулами ДНК. Вполне вероятно, что ДНК является и субстратом индивидуальной памяти. Этот факт кажется еще более убедительным после открытия возможности путей передачи информации от РНК обратно к ДНК.

Роль нуклеиновых молекул в хранении информации подтверждают интересные опыты с *«переносом памяти»*. В экспериментах было показано, что результаты обучения животных могут передаваться «необученным животным» с помощью экстракта РНК, извлеченной из мозга «обученных» особей.

Анализ современных данных, касающихся изучения нейронных и биохимических механизмов памяти, свидетельствует, что в основе памяти лежит *функциональная деятельность нейронов.* В результате этой деятельности происходят структурные изменения внутри самих нейронов, затрагивающие многие стороны их жизнедеятельности и вызывающие изменение структуры ДНК.

Формирование физиологических механизмов памяти человека определяется наследственными факторами и факторами среды, которые в процессе развития ребенка тесно взаимодействуют. Память, так же, как и мышцы, можно и нужно тренировать. Многочисленные примеры из жизни показывают, что люди, профессия которых требует от них постоянной тренировки памяти, отличаются всегда хорошей и долго сохраняющейся памятью, например учителя, музыканты, артисты, ученые, политические деятели. Историки утверждают, что Юлий Цезарь и Александр Македонский помнили имена и лица всех своих солдат 30-тысячных армий. Итальянский композитор Ф. Бузони запоминал и мог воспроизвести почти все услышанные мелодии. Известный советский шахматист А. Алехин помнил десятки тысяч шахматных партий, сыгранных им и другими шахматистами. Особенно феноменальной памятью обладал К. Маркс. Его биографы утверждают, что ему было достаточно один раз прочитать страницу книги, чтобы затем точно слово в слово воспроизвести ее. Такая необычайная память досталась К. Марксу не только по наследству, но и была результа-

том напряженного и последовательного труда. Он тренировал ее в течение всей своей жизни, ежедневно заучивая стихи. Это один из самых доступных и приятных способов тренировки памяти. Достаточно заучивать ежедневно даже одно четверостишие, и через 2–3 года вы убедитесь в усилении вашей памяти. Особенно важное значение имеет подобный прием для развития памяти у детей и подростков, и в дошкольной и школьной практике его необходимо постоянно использовать.

Тема 16
ФИЗИОЛОГИЯ ЭМОЦИЙ

Эмоционально-волевая сфера человека является предметом психологической науки, и в курсе возрастной физиологии мы рассмотрим только те примитивные физиологические механизмы, которые лежат в ее основе. Наше строго физиологическое изложение проблем эмоциональных реакций человека не является попыткой биологизации этих сложных психических процессов, а связано с тем, что в последующем курсе психологии психологическая сторона этих вопросов будет рассмотрена специально и более полно.

Первая физиологическая попытка объяснить эмоции человека принадлежит И.М. Сеченову, который считал, что эмоции – это «рефлексы с усиленным концом в их последней трети». Важное значение имели исследования И.П. Павлова, связавшего появление эмоций с переделкой динамических стереотипов, сопровождавшейся тяжелым «нервным трудом».

Павловские взгляды на механизм эмоций получили развитие *в биологической теории эмоций* П.К. Анохина *и информационной теории эмоций* П.В. Симонова.

Изучение функциональной деятельности головного мозга животных и человека с помощью метода вживленных электродов показало наличие ряда нервных структур, ответственных за появление разнообразных эмоциональных реакций (от лат. возбуждать).

Наиболее широко представлены эмоциональные зоны в промежуточном мозге и в некоторых древних отделах больших полушарий – лимбических зонах. Раздражение этих зон вызывает у человека и животных реакции страха, агрессии, чувства голода и жажды, чувство насыщения и многие другие.

Эти филогенетически более древние низшие элементарные эмоциональные реакции, связанные с деятельностью подкорковых нервных структур головного мозга, относят к *протопатическим* (подкорковым) эмоциям. Их необходимо отличать от высших специфически человеческих *эпикритических* (корковых) эмоций, обусловленных деятельностью более молодых в эволюционном отношении корковых зон (например, моральные чувства человека).

Все многочисленные эмоциональные реакции с точки зрения физиологии делят на две группы: отрицательные и положительные эмоции. Возникновение отрицательных эмоций связано с дискомфортом организма, который может быть вызван нарушением постоянства его внутренней среды (гомеостаза) или неблагоприятными воздействиями внешней среды. Например, снижение в крови содержания сахара сопровождается чувством голода, а действие опасных для жизни факторов внешней среды – чувством страха.

Восстановление нарушенного внутреннего или внешнего спокойствия организма сопровождается *положительными эмоциями*, выражающимися в состоянии комфорта или наслаждения, например чувство насыщения после обеда или радость человека при спасении жизни своего друга.

Исходя из биологической теории эмоций П.К. Анохина, можно считать, что отрицательные эмоции возникают всегда, если система (организм) не может достичь полезного для себя результата. Положительные эмоции будут возникать при достижении функциональной системой полезного для ее существования результата. Информационная теория эмоций П.В. Симонова связывает их появление с избытком или недостатком информации об удовлетворении потребностей. Недостаток информации вызывает отрицательные эмоции, а ее избыток – положительные.

Эмоции и их классификация

С физиологической точки зрения, *эмоция* – это активное состояние системы специализированных структур мозга, которое побуждает организм изменить поведенческую реакцию в направлении минимизации или максимизации этого состояния.

Выделяют следующие эмоциональные явления (схема 5).

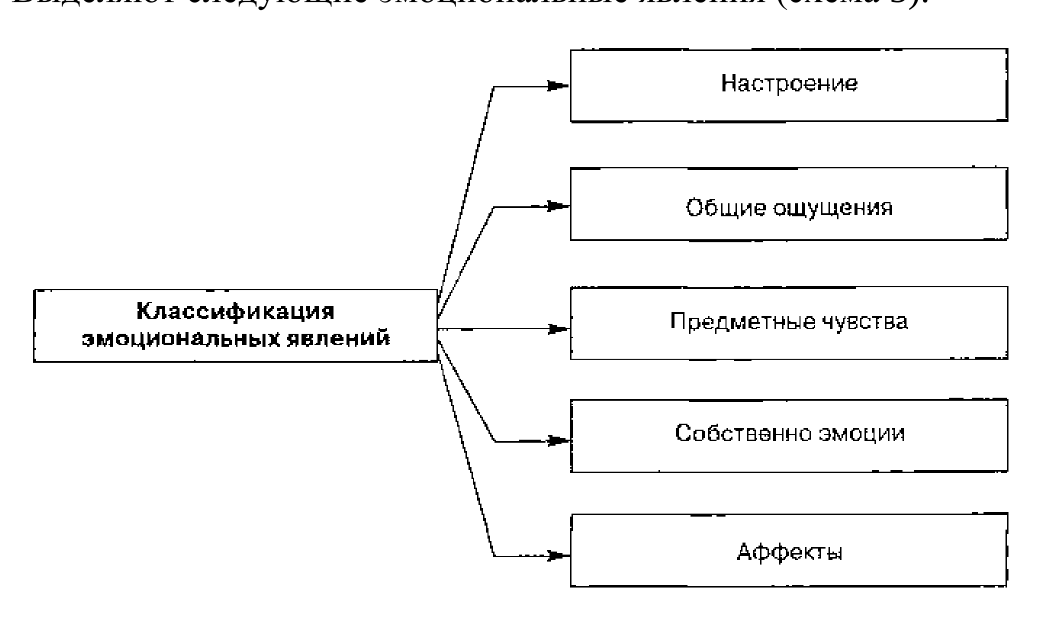


Схема 5. Эмоции и их классификация.

Аффекты – это сильные кратковременные переживания, которые сопровождаются выраженными двигательными и вегетативными реакциями. У человека аффекты могут быть вызваны как биологически значимыми для него факторами, так и социальными. Отличительной особенностью аффектов является то, что они возникают во время наличной ситуации.

Собственно эмоции – это длительно текущее состояние, не всегда сопровождающееся внешним проявлением. Собственно эмоции возникают на основе представлений о пережитых и воображаемых ситуациях. Они выражают оценочное, субъективное отношение к складывающейся или возможной ситуации. Вследствие этого собственно эмоции могут предвосхищать ситуации и события, которые еще не наступили.

Чувства – это эмоции, которые возникают на базе социальных и идеальных потребностей вследствие обобщения эмоций и связаны с субъективным представлением о предмете или явлении. Чувства выражают устойчивые эмоциональные отношения, сложившиеся у субъекта в процессе его деятельности.

Общие ощущения – это состояния, возникающие регулярно с определенными интервалами в связи с возбуждением определенных рецепторов (температурных, болевых и т.д.). Общие ощущения отличает от других эмоциональных явлений меньшая степень субъективности переживаний.

Настроение – это течение или поток гедонически ориентированных идей, мыслей и образов, извлекаемых из памяти. Настроение менее специфично, чем собственно эмоция. Функция настроения состоит в информировании человека о его общем состоянии и потребностях. Настроение стимулирует к деятельности, являясь важным регулятором поведения человека. Настроение может быть осознанным и неосознанным. Достигая определенного порога, оно может трансформироваться в собственно эмоцию, однако эти виды эмоциональных явлений могут сосуществовать, влияя друг на друга.

Эмоции присутствуют в составе любой деятельности человека. Они могут осуществлять как целостную оценочную функцию, сигнализируя о степени удовлетворения потребности, так и поэтапную оценку и коррекцию деятельности.

Дискретная и многомерная модель организации эмоций

Дискретная модель организации эмоций исходит из позиций, которые рассматривают эмоциональную сферу человека как состоящую из определенного числа первичных, или фундаментальных, эмоций. Комбинация первичных эмоций создает эмоции второго порядка. Критическим вопросом для этой модели является выделение первичных эмоций человека. Ответ на данный вопрос зависит от метода исследования. На основании изучения лицевой экспрессии разные авторы выделяют от 5 до 10 первичных эмоций. Наиболее популярна классификация К. Изарда. Он выделил 10 первичных эмоций: гнев, презрение, отвращение, дистресс, страх, вину, интерес, радость, стыд, удивление (схема 6).

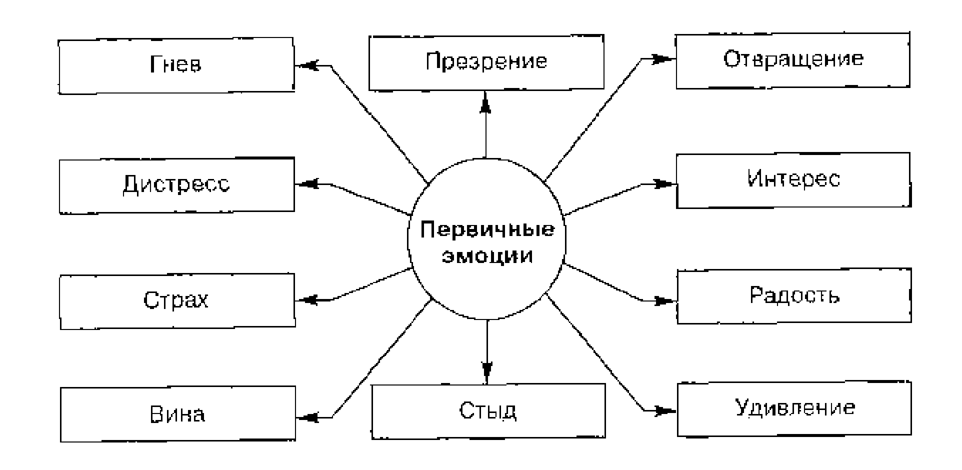


Схема 6. Дискретная модель организации эмоций.

Многомерная модель организации эмоций исходит из существования эмоционального пространства. Она рассматривает в качестве значимого для определения количества первичных эмоций вопрос о том, сколько существует базовых измерений, определяющих мерность эмоционального пространства. С помощью метода многомерного шкалирования было определено минимально допустимое число шкал, на которые ориентируется человек при вынесении суждения о различии эмоций. В многомерном пространстве лицевой экспрессии каждая эмоция представлена точкой со своими координатами. Было выделено два основных фактора внешних выражений эмоций по экспрессии лица. Первый фактор интерпретируется как содержание эмоции. На рис. 15 он представлен в виде шкалы «удовольствие–неудовольствие» (горизонталь). Содержание эмоции может включать несколько характеристик эмоций: по шкалам «удовольствие–неудовольствие», «расслабление–напряжение», «внимание–отторжение». Второй фактор выражает стиль проявления эмоций, т.е. их выраженность. На рисунке он представлен в виде шкалы уровня активации (вертикаль).



Рис. 15. Многомерная модель организации эмоций.

При субъективной оценке сходства эмоций, представленных в вербальных категориях, можно построить семантическое эмоциональное пространство.

При сравнении эмоционального пространства лицевой экспрессии и семантического эмоционального пространства находят много общего, что объясняется наличием тесных связей между эмоциональными переживаниями и их категоризацией. Вследствие этого одни и те же категории используются как для оценки собственного состояния, так и при суждении об эмоциональном состоянии другого человека. С позиции многомерной модели эмоций семантическое пространство терминов, обозначающих эмоции, соответствует структуре системы, определяющей реальные эмоциональные состояния.

Функции эмоций. Функциональная схема организации эмоций

Отражательно-оценочная функция эмоций выражается в обобщенной оценке событий и явлений. П.В. Симонов приводит правило возникновения эмоций в виде структурной формулы (схема 7). Из формулы следует, что низкая вероятность удовлетворения потребности ведет к возникновению отрицательных эмоций. Возрастание вероятности достижения цели по сравнению с прогнозом порождает положительные эмоции.



$$Э = -П(ИН - ИС),$$

Схема 7. Функции эмоций.

Э – эмоция, ее степень, качество и знак; П – сила и качество актуальной потребности; ИН – информация о средствах, необходимых для удовлетворения потребности; ИС – информация о существующих средствах, которыми реально обладает субъект в данный момент; ИН – ИС – оценка вероятности удовлетворения потребности на основе врожденного или приобретенного опыта.

Регулирующая функция эмоций состоит в том, чтобы побудить человека изменить свое поведение. В ходе деятельности у человека возникают потребности разного уровня. Их взаимодействие выражается в конкуренции мотивов. Оценка мотивов через эмоциональное переживание побуждает к выбору поведения, переключению от одних действий к другим. Наиболее ярко эта функция эмоций проявляется в экстремальных ситуациях, когда возникает борьба мотивов. Способность управлять своими эмоциями предстает в качестве физиологического механизма воли.

Подкрепляющая функция эмоций состоит в способности эмоции выступать в качестве безусловного подкрепления поведенческой реакции. Любой рефлекс формируется легче и быстрее, если он сопровождается эмоциональным переживанием. Интеграция мотивационного возбуждения с возбуждением от фактора, способного удовлетворить потребность, генерирует положительную эмоцию и обеспечивает выработку условного рефлекса. Подкрепляющим фактором может выступать и эмоциональное состояние другой особи, что является биологической основой способности человека к сопереживанию.

Компенсаторная функция эмоций состоит в их замещающей роли. При эмоциональном напряжении имеется избыточная мобилизация ресурсов организма, превышающая реальные нужды, что в ситуации неопределенности обеспечивает организм необходимой энергией. В ситуации с низкой вероятностью успеха даже небольшой успех порождает положительную эмоцию, что компенсирует недостаток неудовлетворенных потребностей. Эмоциональное напряжение вызывает переход к иным формам поведения, оценкам стимулов и реакций.

Коммуникативная функция эмоций состоит в передаче своих переживаний другим людям посредством мимики, жестов, изменения интонаций. Мимика человеческого лица тонко отражает различные оттенки эмоционального состояния и является существенным инструментом невербального общения людей. По активности мышц улыбки может прогнозировать появление положительных эмоций, а по активности мышц носогубного комплекса – отрицательных эмоций.

Исследования структур мозга, связанных с механизмами организации эмоций, показали, что эмоции нельзя строго приурочить к определенным мозговым структурам – они базируются на врожденных и приобретенных формах поведения. В связи с этим необходимо разделять системы, связанные с изменением эмоционального состояния, и системы, осуществляющие запуск эмоциональных реакций. Под эмоциональным состоянием понимают субъективное переживание, отражающее отношение индивидуума к окружающему миру и самому себе. Эмоциональная реакция – это возникающее параллельно эмоциональному состоянию изменение в висцеральной и соматической сферах (схема 8).

Раздельный анализ эмоционального состояния и реакций приводит к заключению о том, что эмоции как формы психического состояния необязательно должны быть сопряжены с действием. Длительность проявления эмоционального состояния – одно из характерных свойств эмоций. Человек может внутренне переживать сильные эмоции, но при этом внешне казаться достаточно спокойным, сознательно (с помощью воли) подавляя проявление двигательных компонентов эмоционального состояния.

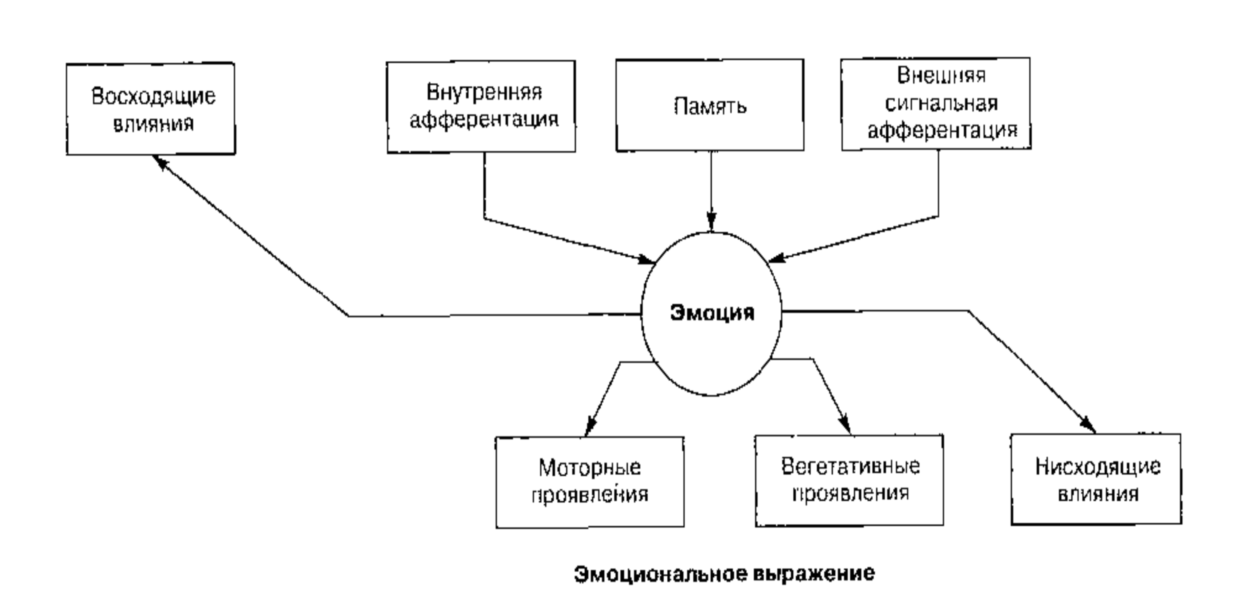


Схема 8. Функциональная схема организации эмоций.

При этом вегетативные компоненты не подавляются, так как мало подвержены произвольной регуляции. Эмоции включены во все звенья условно-рефлекторного процесса и могут выступать в качестве условного сигнала, компонентов центрального механизма замыкания временной связи, подкрепления и ассоциативного процесса.

Развитие эмоций. Системы мозга, определяющие появление эмоций

Новорожденным детям свойственна диффузность эмоциональных реакций, что отражает общие психофизиологические закономерности данного возрастного периода. Первые эмоциональные реакции и проявления у новорожденных связаны с биологическими потребностями в пище, тепле, сне, комфорте. Неудовлетворение этих потребностей вызывает отрицательные эмоциональные реакции. Положительные эмоциональные реакции появляются на втором месяце жизни. Их развитию способствует устранение причин отрицательного эмоционального возбуждения. Наряду с биологическими у младенца имеются и потребности в исследовательском поведении, обусловливающие общее активное состояние организма. Однако

в первые месяцы жизни трудно обнаружить эмоциональное проявление в ответ на внешнее воздействие и можно только говорить о комплексе чувственных эмоциональных состояний.

В возрасте до 2 лет эмоциональные состояния формируются у детей в процессе их сенсомоторного развития и становления ориентировочно-поисковых реакций. Важнейшим стимулом для развития эмоциональных реакций служит общение ребенка со взрослым. При речевом общении со взрослыми у ребенка, на основе имитации, в голосовых реакциях появляются звуки, позволяющие дифференцировать его эмоциональное состояние. На эмоциональную окраску речевого сообщения дети начинают реагировать раньше, чем способны понять его смысл (схема 9).

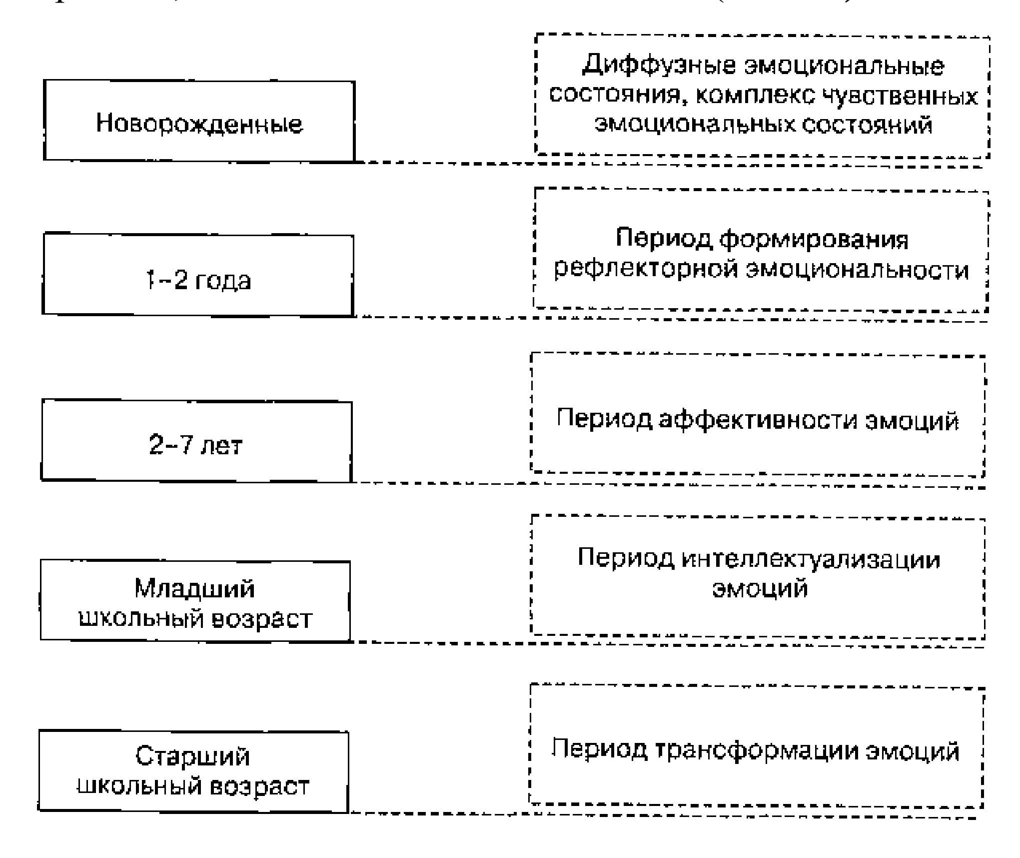


Схема 9. Развитие эмоций.

Период от 2 до 7 лет – период эффективности. В этом возрасте эмоции имеют бурный, но нестойкий характер, что проявляется в ярких, но кратковременных вспышках, в быстром переходе от одного эмоционального состояния к другому. В этом возрасте детям свойственна исключительная эмоциональная заражаемость. В дошкольном детстве эмоции включаются в структуру эмоциональных познавательных процессов и начинают регулировать динамику поведения ребенка. Эмоциональное поведение с его индивидуальными чертами формируется в ходе жизненного опыта, под влиянием воспитания и обучения.

В дошкольный и младший школьный периоды жизни ребенка происходит своего рода переход от рефлекторной эмоциональности к интеллектуализации эмоций. По мере созревания функций коры мозга ребенок обучается регулировать собственное поведение, усиливая одни эмоциональные проявления и тормозя другие в соответствии с требованиями окружающей его социальной среды. Эффект эмоционального научения оказывается менее стойким по сравнению с приобретенными моторными и сенсорными навыками.

В старший школьный период возрастная трансформация эмоций усматривается в том, что одни значимые чувства сменяются другими. Появляются новые эмоциональные состояния; объекты и действия, ранее вызывавшие горячий интерес, становятся безразличными, утрачивают новизну, зато появляются новые объекты и действия, которые приковывают внимание.

По теории, предложенной Дж. Греем, выделяют три модулирующие системы мозга, определяющие возникновение трех основных групп эмоций: тревожности, ужаса–гнева, радости–счастья.

Система мозга, связанная с появлением чувства тревоги, была названа *системой поведенческого торможения.* Эта система отвечает на сигналы наказания, отмены положительного подкрепления, стимулы, содержащие новизну. Главные структуры этой системы – септум, энторинальная кора, зубчатая извилина и гиппокамп (септогиппокампальная система). При общем поведенческом торможении отмечаются повышение уровня кортизола, высвобождение эндорфинов, адренокортикотропного гормона (табл. 4).

Вторая система относится к организации поведения борьбы и бегства. Она связана с эмоциями ярости, гнева и ужаса. Ее структуры реагируют на безусловные отвергаемые стимулы. В состав данной системы входят три основные структуры: миндалина, медиальный гипоталамус и центральное серое вещество (табл. 4). Эмоция гнева сопровождается увеличением уровня норадреналина и тестостерона. При эмоции страха выброс адреналина преобладает, увеличивается уровень кортизола в крови.

Таблица 4 – Системы мозга, определяющие появление эмоций

Системы, определяющие тип поведения	Эмоции	Структуры	Биологически важные вещества
Система поведенческого торможения	Тревожность – депрессия	Септум, энторинальная кора, зубчатая извилина, гиппокамп	Кортизол, адренотропный гормон, эндорфины
Система борьбы и бегства	Ярость, гнев, страх	Миндалина, медиальный гипоталамус, центральное серое вещество	Адреналин, норадреналин, тестостерон
Система приближающегося поведения	Безмятежность, приподнятое настроение, уверенность, счастье, радость	Базальные ганглии, черная субстанция, дофаминергические волокна, ядра таламуса; моторная, сенсорная, префронтальная области коры	Дофамин, серотонин, опиаты, тестостерон

Третья система мозга обеспечивает приближающееся поведение. Адекватными для ее элементов стимулами являются условные сигналы награды (пищи, воды и др.). Главные структуры мозга, обеспечивающие ее функционирование, – базальные ганглии, дофаминергические волокна из черной субстанции, ядра таламуса, моторная, сенсорная и префронтальные области коры. Эмоции, возникающие при активации этой системы, связаны с приятным предвидением, надеждой, переживанием подъема, счастья. Таким образом, согласно теории Дж. Грея, положительные эмоции имеют дофаминергическую природу. Однако положительное эмоциональное состояние человека во многом определяется уровнем серотонина. С ростом его концентрации в мозге настроение человека поднимается.

Индивидуальные особенности эмоциональной сферы человека зависят от баланса трех систем мозга. Повышенная индивидуальная активность септогиппокампальной системы предопределяет склонность человека к тревожности. Доминирование функций системы борьбы и бегства отражает склонность человека к агрессии или активному защитному поведению. От вклада, который вносит система приближающего поведения, зависит степень выраженности положительных эмоций.

Таким образом, можно выделить определенные модулирующие системы мозга и отдельные комплексы медиаторов, гормонов и пептидов, которые связаны с соответствующими эмоциональными состояниями и их классификацией.

Тема 17
СТРЕСС

Учение о стрессе – один из ведущих разделов современной медицины и биологии. Основоположником этого направления является Ганс Селье (1907–1982 гг.), который, будучи студентом Пражского университета, в 1926 г. опубликовал первые наблюдения о больных, страдающих самыми разными соматическими недомоганиями. У всех таких больных наблюдалась потеря аппетита, мышечная слабость, повышенное артериальное давление, утрата мотивации к достижениям цели. Он обозначил эти симптомы как «синдром просто болезни». Одновременно Г. Селье показал, что в организме у многих людей при болезни наблюдаются однообразные нарушения – изменения в коре надпочечников (гипертрофия, кровоизлияния), истощение лимфоидной ткани (лимфатических узлов, тимуса), изъязвление желудка. Для обозначения совокупности всех неспецифических изменений внутри организма он ввел понятие «стресс».

В 1936 г. Ганс Селье сформулировал свое представление о стрессе и одновременно ввел новое понятие – «синдром, вызываемый разными

повреждающими агентами», или «общий адаптационный синдром», или «синдром биологического стресса». В отечественной литературе его нередко называют «генерализованным адаптационным синдромом».

Термин «стресс» взят из области физики, он отражает явление напряжения, давления или силы, прикладываемой к системе. В настоящее время существует сравнительно много различных определений стресса. По Г. Селье (1974), ***стресс*** – это неспецифическая реакция организма на любое требование извне.

Ученый считал, что стрессовая реакция представляет собой неспецифический набор психофизиологических изменений, который не зависит от природы фактора, провоцирующего стресс. Позднее, однако, было показано, что общая картина психологических реакций может быть весьма специфична. В ее формирование вносят свой вклад качественное своеобразие раздражителя, а также индивидуальные особенности организма. Поэтому выделяют различные виды стресса.

Различают стресс *кратковременный* и *хронический*. В случае *кратковременного* стресса в реакцию защиты вовлекаются уже имеющиеся программы реагирования и мобилизации ресурсов, причем это вовлечение кратковременно. При длительном воздействии стрессогенных факторов возможны два варианта. В первом случае происходят перестройки функциональных систем, ответственных за мобилизацию ресурсов. Причем нередко эти перестройки могут повлечь за собой тяжелые последствия для здоровья человека: сердечно-сосудистую патологию, заболевания желудочно-кишечного тракта и т.п. Во втором случае перестройка функциональных систем не происходит. При этом реакции на внешние воздействия имеют преимущественно локальный характер.

В связи с особенностями раздражителя, вызывающего стресс, различают также *физический и эмоциональный стресс*. При наличии физического стресса (физиологический) имеет место защита организма от воздействия физических факторов (ожог, травма, сверхсильный шум). Эмоциональный стресс (психоэмоциональный, психогенный, психологический) представляет собой защиту от психогенных факторов, вызывающих отрицательные эмоции. Часто термин «эмоциональный стресс» используют для обозначения тревоги, конфликта, эмоционального расстройства, переживания угрозы безопасности, неудачи и других эмоциональных состояний, которые развиваются у человека, когда он сталкивается с реальными психологически трудными ситуациями, либо считает их психологически трудными или неразрешимыми.

Г. Селье ввел также понятия об эустрессе и дистрессе. *Эустресс* представляет собой защитную реакцию организма, которая протекает без существенных «потерь» для него, т.е. с минимальными затратами. *Дистресс* обозначает защитную реакцию организма, которая происходит с ущербом для организма, с ослаблением его возможностей.

На ранней стадии развития стресса, как правило, улучшаются общее самочувствие и состояние здоровья в целом. Однако, продолжая нарастать, стресс достигает своего апогея. Эту точку можно назвать оптимальным уровнем стресса, потому что если стресс возрастает и дальше, то он становится вредным для организма. Чем больше интенсивность стрессорного воздействия, тем выше вероятность перехода эустресса в дистресс.

Стрессоры – это все факторы внешней или внутренней среды, которые могут нарушать здоровье человека или животного и наличие которых вызывает стресс-реакцию. Иначе говоря, стрессор – это стимул, вызывающий стрессовую реакцию.

Физический стресс возникает в результате воздействия раздражителя через какой-либо сенсорный или метаболический процесс. Например, удушье или слишком сильные физические нагрузки приобретают роль стрессоров, провоцирующих физический стресс.

Раздражитель может стать стрессором в результате его когнитивной интерпретации, т.е. значения, которое человек приписывает данному раздражителю, как это часто бывает при эмоциональном стрессе. Например, звук чужих шагов за спиной идущего по улице человека ночью на пустынной улице может оказаться сильным стрессором. Нередко эмоциональный стресс возникает в результате собственной позиции индивида. Человек реагирует на то, что его окружает, в соответствии со своей интерпретацией внешних стимулов, которая зависит от личностных особенностей, социального статуса, ролевого поведения и т.п.

Ряд раздражителей способен вызывать стрессовую реакцию в результате достаточно долгого их воздействия на человека.

Различают следующие виды стрессоров:

1) вредные факторы окружающей среды (загазованность, высокий уровень радиации, неблагоприятный микроклимат, например, работа в условиях низких температур, и др.);
2) нарушение физиологических процессов, например, при различных заболеваниях, независимо от вызываемой их причины;
3) необходимость ускоренной обработки информации, т.е. работа в условиях дефицита времени;
4) работа в условиях риска для собственной жизни или жизни других людей;
5) осознаваемая угроза жизни;
6) изоляция и заключение;
7) отсутствие контроля над событиями;
8) отсутствие цели в жизни (Селье считал ее одним из самых сильных стрессоров, вызывающих развитие патологического процесса, например, язвы желудка, инфаркта, гипертонии);
9) депривация – отсутствие раздражителей (депривация общения, депривация сна, депривация пищи).

Г. Селье утверждал, что на организм в любых условиях воздействуют стрессоры и поэтому стресс всегда есть. Уровень физиологического стресса (эустресса) наиболее низок в минуты равнодушия, но он всегда выше нуля. Приятные и неприятные эмоциональные возбуждения сопровождаются возрастанием физиологического стресса.

Значение стресса. Сущность реакции на стрессор заключается в активации всех систем организма, необходимых для преодоления «препятствия» (для защиты организма от угрожающих и разрушающих воздействий различной модальности – как психических, так и физических) и возвращения организма к нормальным условиям существования. Следовательно, стресс – это нормальное явление в здоровом организме, выполняющее защитную, или адаптационную, функцию.

Механизмы стресса. В реализации адаптационных реакций организма, направленных на противодействие повреждающему агенту, участвуют различные механизмы, которые объединены под термином «стресс» или «общий адаптационный синдром». Механизмы, участвующие в этом процессе, называют стресс-реализующими системами. Механизмы, которые препятствуют развитию стресс-реакции или снижают побочные отрицательные эффекты стресс-реакции, – это стресс-лимитирующие системы, или системы естественной профилактики стресса.

Любому сенсорному раздражителю, достигающему мозговых структур (кора больших полушарий, ретикулярная формация, гипоталамус, другие компоненты лимбической системы), всегда и при всех условиях даются две оценки – объективная (содержательная, смысловая, иррациональная) и субъективная, т.е. эмоциональная. В случае, если субъективная оценка говорит об угрозе, т.е. имеет негативную аффективную окраску (страх, гнев), то сенсорная информация приобретает роль триггера, автоматически запуская последовательность соответствующих физиологических реакций, в том числе стресс-реакций. В случае, когда нет восприятия угрозы, стрессовой реакции не возникает.

Таким образом, стрессор – это фактор, интерпретация которого в мозге вызывает формирование негативной эмоциональной реакции. С этих позиций очень важен характер оценки событий и различных воздействий человеком. Поэтому профилактика стресса во многом связана с научением человека правильной оценке ситуации. В современном мире стрессовые реакции на психосоциальные стимулы являются не столько следствием самих раздражителей, сколько результатом их когнитивной интерпретации.

Сильное эмоциональное возбуждение (отрицательные эмоции) вызывает прежде всего активацию высших вегетативных центров, в том числе эрготропных ядер гипоталамуса (в основном, задние ядра) и, в целом, активацию симпатической нервной системы. Это повышает функциональные возможности сердечно-сосудистой и дыхательной систем, скелетных мышц. Одновременно, как показывают исследования последних лет, про-

исходит повышение активности трофотропных ядер гипоталамуса, что увеличивает активность парасимпатической системы и тем самым обеспечивает высокие возможности восстановительных процессов, направленных на сохранение гомеостаза в организме.

Итак, активация симпатической и парасимпатической системы – это первый этап (или первый механизм) стресс-реакции, или общего адаптационного синдрома.

Если стрессор продолжает действовать, а возможности симпатической системы из-за ограниченности запасов медиаторов не позволяют противодействовать ему, то тогда включается второй этап (или механизм) стресс-реакции. Он получил название реакции «битвы-бегства». Центральный орган этого этапа – мозговой слой надпочечников. Реакция «битвы-бегства» рассматривается как мобилизация организма, подготавливающая скелетную мускулатуру к активности в ответ на действие стрессора. Она позволяет организму либо бороться с угрозой, либо бежать от нее. Предполагается, что началом этой реакции служит возбуждение дорсомедиальной части миндалевидного ядра, т.е. одного из важнейших компонентов лимбической системы. Из миндалевидного ядра мощный поток импульсов направляется к эрготропным ядрам гипоталамуса, оттуда импульсация направляется к грудному отделу спинного мозга, а затем к мозговому слою надпочечников. В ответ происходит выброс адреналина и норадреналина, в результате чего возрастает артериальное давление, увеличивается сердечный выброс, снижается кровоток в неработающих мышцах и органах, возрастает уровень свободных жирных кислот (активация липолиза), уровень триглицеридов, холестерина, глюкозы. Продолжительность реакции «битвы-бегства» примерно в 10 раз больше, чем продолжительность первой реакции, т.е. активации симпатической системы.

В целом, первые два этапа (механизма) стресс-реакции называют как симпато-адреналовая реакция (САР).

Однако если стрессор продолжает оказывать повреждающее воздействие, которое не компенсируется симпато-адреналовой реакцией, то наступает следующий этап в стресс-реакции – активация других эндокринных механизмов (эндокринных осей): адренокортикального, соматотропного и тиреоидного.

Особенности проявления стресса в современных условиях. Предполагают, что в жизни первобытного человека большинство стрессовых воздействий завершалось выраженной физической активностью организма, т.е. реакцией «борьбы или бегства». Реакцию, возникающую у современного человека при стрессе, в том числе при эмоциональном стрессе, нередко можно квалифицировать как неадекватное возбуждение примитивных защитных механизмов, когда организм активизируется для физической деятельности (борьбы или бегства). В условиях социальной регламентации поведения, как правило, нет места ни для борьбы, ни для бегства. Очевидно,

что цивилизованный человек не может ударить своего оппонента, даже если абсолютно уверен в своей правоте. Поэтому в сегодняшнем мире стресс, нередко ограничиваясь только внутренними проявлениями, может приобретать затяжной характер. В этом случае у организма нет шансов нормализовать уже включившиеся механизмы стресс-реакции, хотя нервная система продолжает реагировать на стрессоры привычным для организма человека способом.

Клиника стрессовых состояний. Принято считать, что все симптомы, вызванные стрессом, являются психосоматическими. Это значит, что в ответе на стресс принимают участие все системы – нервная, эндокринная, сердечно-сосудистая, желудочно-кишечная и т.д. Очень часто, особенно после продолжительного стресса, вследствие истощения всего организма наступает слабость. Как правило, стресс вызывает ухудшение деятельности самого «слабого» звена в организме, уже больного органа, например, образование язвы желудка на фоне хронического гастрита. Ослабляя иммунную систему организма, стресс повышает риск инфекционных заболеваний и опухолевого процесса. Наиболее часто стресс влияет на состояние сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Так, показано, что при стрессе дыхание становится более частым. Если стресс длительный, то частое дыхание будет продолжаться до тех пор, пока не пересохнут слизистые поверхности носоглотки. Человек в этом случае чувствует боль в грудной клетке из-за спазма дыхательных мышц и диафрагмы. При этом вследствие ухудшения защитных функций слизистой оболочки носоглотки резко возрастает вероятность заболевания различными инфекционными заболеваниями.

Повышение уровня глюкозы в крови при стрессе вызывает цепную реакцию. В частности, повышение уровня глюкозы провоцирует усиленную секрецию инсулина, который, в свою очередь, способствует отложению глюкозы в виде гликогена в печени, мышцах и частичному превращению ее в жир. В результате действия инсулина концентрация глюкозы в крови падает, и у человека возникает чувство голода, а организм требует немедленной компенсации. Это состояние, в свою очередь, стимулирует дальнейшую секрецию инсулина, и уровень сахара в крови продолжает снижаться.

Индивидуальные различия стресс-реакции. В 1974 г. М. Фридман и Р. Розенман отметили взаимосвязь стресса и заболеваний сердечно-сосудистой системы в зависимости от типа реагирования на стрессор. Авторы выделили два полярных типа поведения – тип А (симпатический) и тип Б (парасимпатический).

Тип А – это поведение, ориентированное на успех и жизненные достижения. При этом преобладает активность симпатического отдела вегетативной нервной системы. Для типа А характерны высокий уровень двигательной активности и постоянная готовность к действию. Люди этого типа поведения реагируют на стрессовое воздействие учащением пульса,

ростом артериального давления и другими вегетативными реакциями, сопровождающими активацию симпатической нервной системы. Вот почему именно этот тип поведения значительно повышает риск сердечно-сосудистых заболеваний и скоропостижной смерти при наличии стрессовых ситуаций.

Тип Б – в тех же условиях люди реагируют по парасимпатическому варианту, т.е. снижением частоты сердцебиений и другими соответствующими вегетативными проявлениями. Для этого типа людей характерны снижение двигательной активности и относительно низкая готовность включаться в действие.

Перечисленные различия определяют разную чувствительность людей к стрессогенным воздействиям. Один из путей профилактики сердечно-сосудистых заболеваний состоит в том, чтобы уменьшить в репертуаре поведения пациента проявления типа А.

Стресс и болезни. За счет чрезмерного выделения глюкокортикоидов возможны различные побочные эффекты (плата за адаптацию к стрессору). Так, известно, что длительное выделение глюкокортикоидов приводит к существенному уменьшению продукции тестотерона, что снижает половое влечение и ведет к импотенции. Развиваются различные соматические заболевания: язвы кишечника, желудка, неспецифический язвенный колит, гипертония, аритмия, болезнь Рейно, мигренозные головные боли, бронхиальная астма, угри, экзема, крапивница, инфекции, опухоли (как результат иммунодепрессии), а также могут возникать нарушения психики – неврозы, депрессии. Следовательно, профилактика стресса – одно из важнейших направлений современной медицины.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии: учебник для студ. биол. спец. вузов. – М.: Академия, 2003. – 464 с.
2. Прищепа И.М. Нейрофизиология: учебное пособие / И.М. Прищепа, И.И. Ефременко. – Минск: Выш. шк., 2013. –285 с.
3. Андреева Н.Г., Вартанян И.А., Куликов Г.А., Самойлов В.О. Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности. – М.: Академия. – 2009. – 224 с.
4. Малах, О.Н. Сенсорные и речевые системы и их нарушение у детей: курс лекций / О.Н. Малах. – Витебск: Изд-во УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2005. – 205 с.
5. Батуев А.С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем. – Питер. – 2010. – 320 с.
6. Данилова Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности. – М.: Аспект пресс, – 2004. – 373с.
7. Дедов И.И., Мельниченко Г.А., Фадеев В.В. Эндокринология. – М.: Медицина. – 2010. – 480с.
8. Кубарко А.И., Переверзев В.А., Семенович А.А. Физиология человека. – Минск: Выш. шк., 2010. – 511 с.
9. Саваневский Н.К., Хомич Г.Е. Физиология поведения. – Минск: Новые знания. – М.: «Инфра – М», 2012. – 399 с.
10. Саваневский Н.К., Хомич Г.Е. Практикум по физиологии поведения. – Минск: Новые знания. – М.: «Инфра – М», 2012. – 159 с.
11. Смирнов В.М., Свешников Д.С., Яковлев В.Н., Правдивцев В.А. Физиология центральной нервной системы. – М.: Академия, 2008. – 368 с.
12. Столяренко А.М. Физиология высшей нервной деятельности. – М.: Юнити-Дана, 2009. – 464 с.
13. Человек. Анатомия, физиология, психология. Энциклопедический иллюстрированный словарь / под ред. А.С. Батуева, Е.П. Ильина, Л.В. Соколовой. – Спб., 2011.– 612 с.
14. Физиология. Основы и функциональные системы: Курс лекций / под. ред К.В. Судакова. – М.: Медицина, 2008. – 526 с.
15. Физиология человека: в 3-х т. /под ред. Шмидта Р.И., Тевса Г. – М.: «Мир», 2005. – 323 с.

Учебное издание

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

Курс лекций

Составитель
ЕФРЕМЕНКО Инна Ивановна

Технический редактор *Г.В. Разбоева*
Компьютерный дизайн *В.Л. Пугач*

Подписано в печать .2022. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 13,72. Уч.-изд. л. 14,83. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий
№ 1/255 от 31.03.2014.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».
210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.